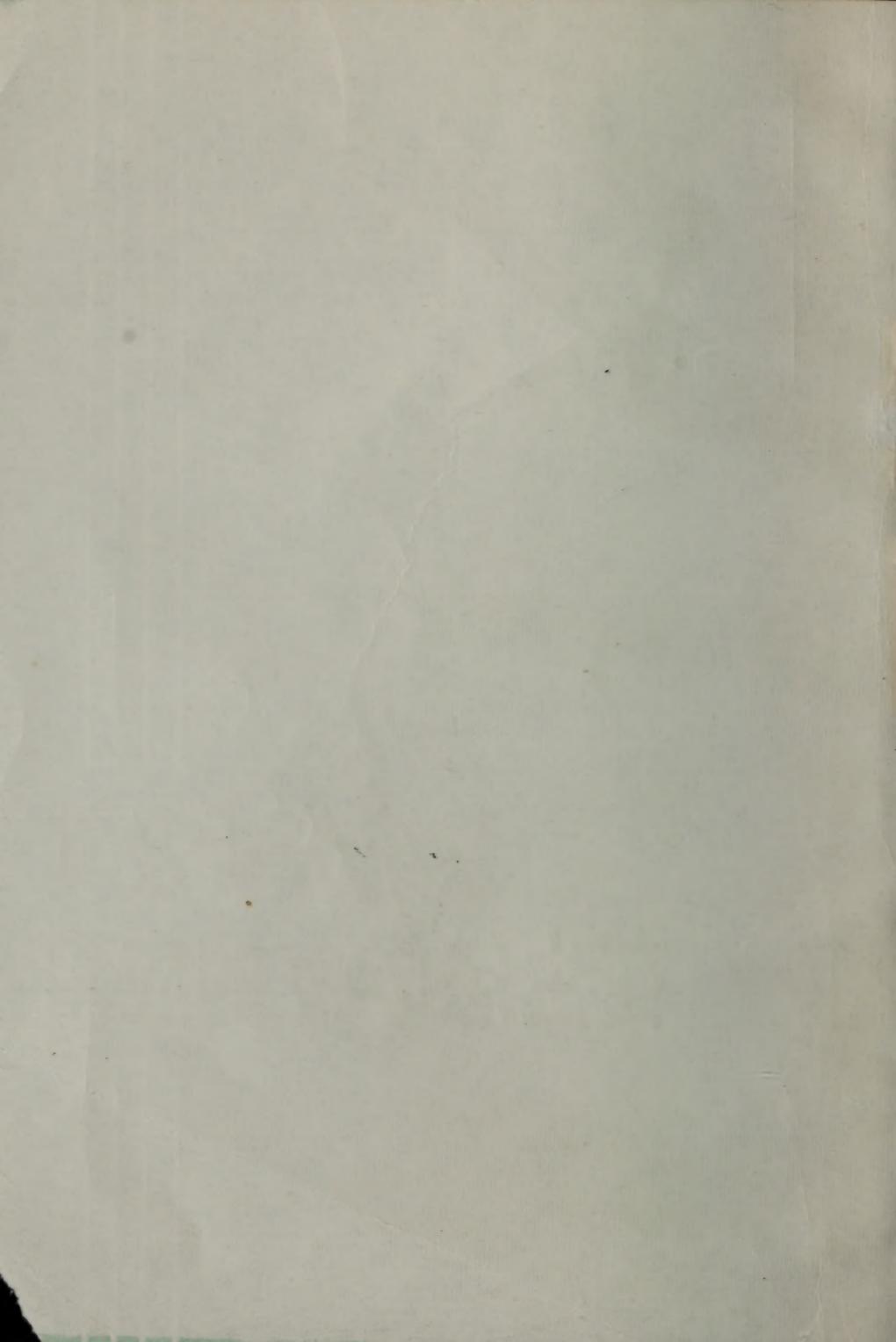


〔英〕 John N. R. 杰弗斯 著

系统分析及其 在生态学上的应用



科学出版社



食譜容內容

系統分析 及其在生态学上的应用

[英] John N. R. 杰弗斯 著

郎所 王献溥 陈灵芝 译



科学出版社

1983

中科院植物所图书馆



S0003398

7411

内 容 简 介

本书介绍了系统分析在生态学上的应用。全书共分九章，作者在书中叙述了各种数学模型及其在生态学上的应用，如什么是系统分析，模型与数学，动态模型，矩阵模型，随机模型，多变模型，最优化及其他模型等。作者认为，系统分析并不是一种数学技术在生态学中的应用，而是一种具有广阔前途的研究策略，是利用系统的科学途径去解决复杂的问题。

本书可供生态学科研工作者、大专院校有关专业师生参考。

John N. R. Jeffers

AN INTRODUCTION TO SYSTEMS
ANALYSIS: WITH ECOLOGICAL APPLICATIONS

1978, Edward Arnold

系统分析 及其在生态学上的应用

[英] John N. R. 杰弗斯 著

郎 所 王献溥 陈灵芝 译

责任编辑 于 拔

科学出版社 出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂 印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1983年9月第一 版 开本：787×1092 1/32

1983年9月第一次印刷 印张：6 1/2

印数：0001—6,500 字数：146,000

统一书号：13031·2365

本社书号：3237·13—8

定价：1.05 元

要翻譯圖的內容一章一章總覽會詳。末幾章一節件本主
旨發演前公說「頭腦不由自主」(Topo Boxes) 故此最強烈
者刻次非來匪可要謹察也。這點出聲明中《隨大頭看頭血》
。凡索林一節容內詳述。各依序言語基點要翻譯時更易。
。題帶林一節區半味五難之卦又以

对生态学系统分析兴趣的增长，或许仅仅与对“系统分析”的意义缺乏了解相联系。事实上，很多生态学家对于他们所认为的系统分析的概念，应用到生态系统研究和管理的问题上有着强烈的反感。更糟的是，因为生态学的这一新分支比较年轻，没有一定的教科书可供研究工作者或学生查考。至于几本号称描述系统分析的结果而应用到生态学的某些特殊问题的教科书，关于“系统分析”一词的意义和范围，在这些书之间又很少一致。

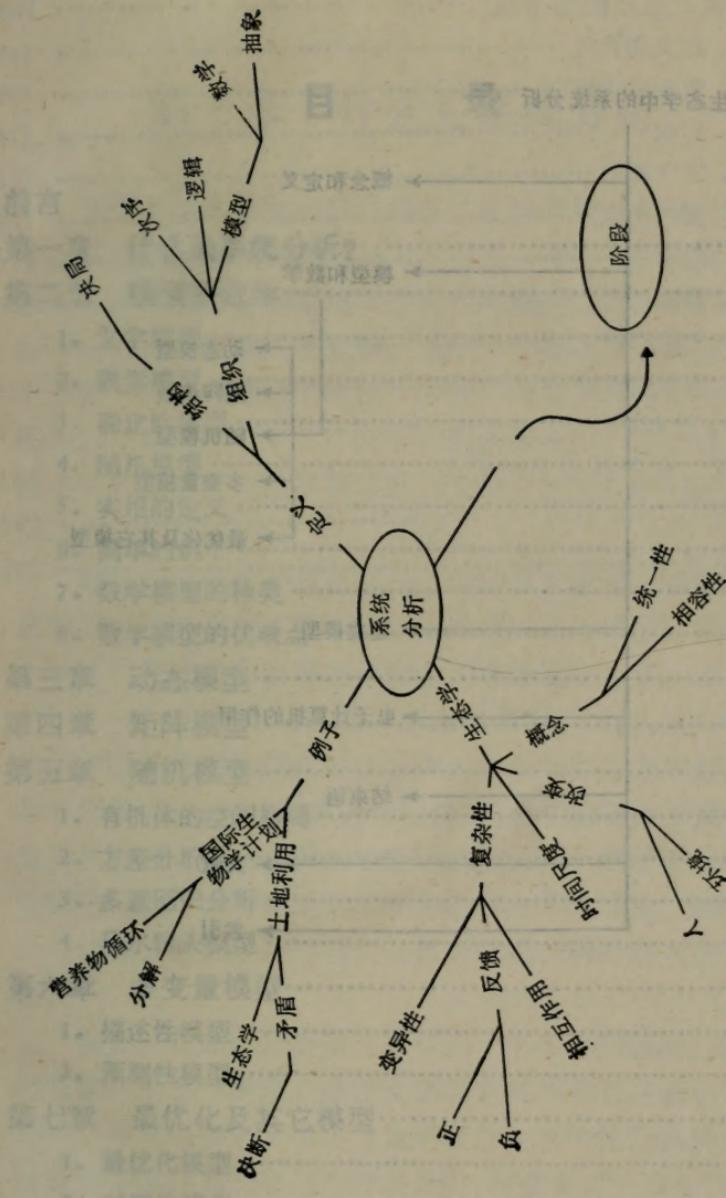
本书并不打算提供一本上述明确的教科书。它想要在生态学的广阔领域中作为一本系统分析的实用入门。因此，希望它将作为一本大学课本而对学习生态学的学生有用，同时，可能，对在数学技术上训练或经验较少，但首先在他们的研究或管理工作中，转向数学系统的应用作为一种实践工具的研究生有用。本书也可能引起生物学家以及有较少数学知识、又希望对系统分析的理论和实践获得理解的其它工作者的兴趣。

因此，本书只作了有限的数学应用，而对它的理解肯定不需要高水平的数学或统计学。数学公式也作了某种限制的应用，而少量经验以及简单的统计计算会对读者有所帮助。甚至帮助更大的该是以一种或多种较高水平的语言，例如 FORTRAN、ALG-OL 或 BASIC 编制电子计算机程序的知识。然而，如果任何读者为书中所包括的有限量的数学所阻挡，至少对该读者而言，这本引论就可能被认为已经失败了。

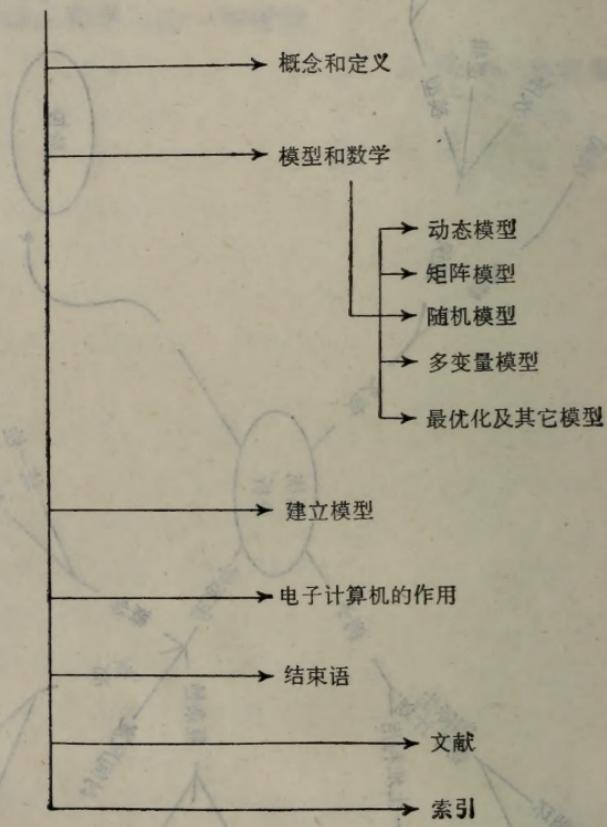
在本书每一章终末，将会找到总结一章内容的图解摘要。这些是仿效 Tony Buzan 在1974^[9]由不列颠广播公司所发行《应用你的大脑》中所提出的想法。这种摘要可用来作为读者做更详细的摘要的基础，作为对各章结构和内容的一种索引，以及作为修正和学习的一种帮助。

“杰弗斯”以己身对书题，对书中题兴于 J. N. R. 杰弗斯

1978



生态学中的系统分析



目 录

前言

第一章 什么是系统分析?	1
第二章 模型和数学	13
1. 文字模型	13
2. 数学模型	15
3. 确定性模型	16
4. 随机模型	18
5. 实用的定义	19
6. 简单的例子	20
7. 数学模型的种类	22
8. 数学模型的优缺点	23
第三章 动态模型	26
第四章 矩阵模型	52
第五章 随机模型	73
1. 有机体的空间格局	73
2. 方差分析	83
3. 多重回归分析	95
4. 马尔柯夫模型	98
第六章 多变量模型	108
1. 描述性模型	110
2. 预测性模型	133
第七章 最优化及其它模型	151
1. 最优化模型	151
2. 对策论模型	157

3. 灾变论模型	160
第八章 建立模型方法.....	168
1. 定义和界限	168
2. 复杂性及模型	170
3. 影响	171
4. 文字模型	172
5. 解的产生	173
6. 假设	174
7. 编制模型	175
8. 校验和有效性	176
9. 灵敏度分析	178
10. 计划和综合	179
第九章 电子计算机的作用.....	183
结束语.....	194
参考文献.....	196

第一章 什么是系统分析?

和很多生态学家的看法相反，系统分析不是一种数学技术，甚至也不是一类数学技术。它是一种广义的研究工作的策略，肯定要涉及到应用数学技术和概念，但以一种系统的、科学的方法对复杂问题求解。如此，它提供了旨在帮助决策人选择一种合理路线的思路，预测一种或几种合乎决策人意图的行动路线的后果。在特别有利的情况下，由系统分析所指出的行动路线应是在某些特定或确定的方式中“最佳”的选择。

以我们将在本书应用这一名词的含义来说，系统分析是把数据和资料有次序地和逻辑性地组织成为模型，接着是对于模型的有效性和改进所必需的严格检验和考查。名词“模型”进一步的定义，将在第二章加以说明。目前，我们可把这些模型看做是用物理或数学名词对一个问题的基本组成部分的形式表达式。在过去的科学工作中，科学解释大多强调应用生物学过程及环境过程的物理学的模拟语，同时即使在系统分析中，我们有时也必须参考这类的物理模拟语。然而，更一般地说，系统分析的模型该是数学的，同时基本上是抽象的。

首先，在系统分析对生态学的一个实际问题的应用中我们可鉴别出七个步骤。这些步骤和它们的相互联系小结于图1.1中，并简短描述于下。当我们在第七章中讨论系统分析的阶段和实际问题的解之间的关系时，将要更详细地加以讨论。然而，在综述构成系统分析基本核心的某些模型的类型之前，

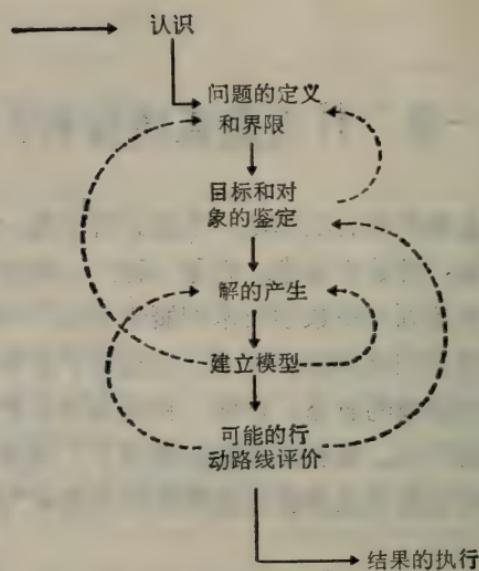


图1.1 系统分析的阶段图解

获得一系列同阶段的远景是合乎理想的。

(i) 认识

认识一个可加以分析和对开展详细研究相当主要的问题的存在,或一堆有相互联系的问题存在,不一定是一个微不足道的步骤。由于我们从痛苦的经验中了解,极端容易忽略掉应该加以研究的某些生态学的实践方面,或是易于假定普通对于生态学过程和系统所持的信念是真实的,就因为它们能被广泛接受。然而,认识到该项研究是必需的,以及选择一个正确的方法应用于研究中是同样的重要。可能比较容易选择不易接受系统分析的研究问题。同样,比较容易选择对它们的解决,并不要求系统分析力量的问题,同时对于这些问题,通过系统分析的方法来进行研究乃是不经济的。因此,认识

的这种双重性，在决定研究工作的成败中，可能是关键性的。

(ii) 问题范围的定义和界限

一旦问题的存在已经认识，就必须把它简化到可以能够达到分析解决的程度，然而，在另一方面，保存所有使问题对实际研究有足够兴趣的成份。同样，在任何系统分析中，这是一个关键性阶段。问题成份取舍的相对重要性的难以判断，以及相对促使它们复杂化的程度，这可能完全成为不能控制，来权衡它们对情况分析领会的关系，往往将取决于应用系统分析的经验。这是有经验的系统分析者能作出他最有价值贡献的一个阶段。简单化和复杂化之间的微妙平衡，同时和原始问题保持着足够的关系，对分析解决认识，到是恰当的，将差不多肯定决定着研究工作的成败。很多有希望的科研项目最终证明并无价值，因为问题的复杂性容易干扰以后模型的建立，结果它变成不可能得出一个解。相反，过去在生态学广阔领域内进行过很多的系统分析中，结果却得出了一个明显无效解，原来这个问题基本上只是原始问题的一个子集。

(iii) 目标和对象等级的鉴别

问题的范围一旦有了定义和界限，就应该有可能确定研究的目标和对象。通常，这些目标和对象将形成一种等级，而把主要对象逐次地分为一系列次要对象，在这样一种等级中，同样也必须对不同的阶段确定优先次序，和确定关于适合各个对象所要求工作量的优先次序。如此，在一项复杂的研究所中，系统分析家可能决定，对于生态系统的管理或处置，可能需要作出的那种决定影响不大的目标和对象，放置较小的优先次序，但从科学资料的观点来看却是合乎希望的。相反，在研究构成基础科学计划一部分的场合，他可能准备接受某种

被确定的供选择的管理方式，而把大部分力量集中在与生态学过程本身有关的对象上。然而，对于一次成功地系统分析，重要的是，应加以规定，已指定给各种对象的优先次序。

(iv) 解的产生

在这个时候，研究工作者通常应该有可能对问题作出一系列可能的解。产生这些供选择的解的方法，将在第二章进一步加以讨论，但，概括地说，一个有经验的系统分析者，该认识到对特殊问题可能的解的类型。一般地说，他该找出一个有最大可能概括性的分析解，因为用这种方法，他能尽量利用先前对同类问题的工作和它们的解所根据的数学。只在很少的情况下，任何特殊的问题只有一种可能的解法。同样，分析者的经验，在选择最确当的类型而得出他的分析解，当有所帮助。一个没有经验的系统分析者，可能浪费颇大量的时间和金钱，寻求应用一个结果未必良好的类群的解，而不认识他所选择的解，使假设在他所涉及的特殊事例中是不合理的。常常，分析者在决定一个最适合他的问题的解之前，有意地创建几个供选择的解。

(v) 建立模型

当已经考查了适合的供选择的解法时，对问题各方面之间，复杂的动态相互关系，建立模型的重要阶段就可以开始了。这种模型的建立，必须充分意识到，在建立模型的各个过程中所固有的不肯定性，以及对系统的理解和易控制性可能大为复杂化的反馈机制。同样，建立模型本身必须考虑到，达到一个关于适当行动路线的决定，所必须应用的复杂系列的法则。在这个阶段，对于数学家，很容易为他的模型的独创性和精致性而失去控制，而结果，在作出决策过程的现实性，和

用于测定决策可能结果的数学之间毫无联系。

(vi) 可能的行动路线的评价

一旦模型建立,对模型的应用,已达到一个充分提高的阶段,至少以一种初步的方式,来自模型的可能行动路线的评价阶段就可以开始了。在这一评价的进程中,应研究据模型所作假设的结果的灵敏性,由于只当模型开始被应用时,假设和模型公式中先前未想到的弱点才开始表现出来。在一主要假设中,一个重大破绽的发现,可能导致又回到建立模型阶段,但常常通过对原始模型的简单修改,就能作出进一步的进展。通常也必须研究对问题各方面的灵敏性,这在第二阶段,当问题及其范围有了定义和定界时,是被排除在形式分析之外的。

(vii) 结果的执行

在系统分析中最后的阶段,是从前面几个阶段所得出的结果的执行。如果分析是通过上述方式给进行的,对结果执行所必需的步骤,通常应极为明显。然而,除非分析已转移到执行阶段,系统分析是不完全的,而就是在这个方面,很多过去尝试的系统分析是不完全的。可能执行本身演示出分析的各个阶段是不完全的或须要修正的,因此一定程度上,经过某些已完成阶段的再循环,可能是必要的。

因为系统分析是一种思想的结构而不是一种规定的命令,以上所列的各个阶段需要以一种有限制的意义来理解。在每一个系统分析的事例中无须包括所有的步骤,同时这也可能在任一特殊事例中排除某些阶段。同样,可能进行的各个阶段的次序,可加以变动或可能必须以各种型式插入其中。例如,给排斥的因素的重要性可能必须迅速加以重新估价,就需要几个建立模型和评价阶段的循环。同样,分析的客

观结构的关联可能必须周期性的加以考察，有时甚至对某些中期或后期的阶段已进行了大量工作之后，要求回到一个早期的阶段。最有用的模型该有充分的精确性来模拟现实性，而适用于范围广泛的决策和决策者。因此，决策阶段可能是分散和广泛的，而跟随在形式的科学分析完成之后。

上述系统分析的主要骨架的目的就是在实践应用中促使作出良好的决策，而在我们的情况，就是用于生态学。这种骨架倾向于集中精力艰苦思考关于复杂的，并且通常是大的，不能用较简单的研究方法来解决的问题，例如通过直接实验或调查。因为通常应用系统分析的问题的复杂性，对数据的处理和分析常常要涉及电子计算机的应用，以及对供选择的解之间选择的决定，要应用复杂的数学；但电子计算机或数学的应用，或二者，都不是系统分析本身的一个主要特点。有时骨架通过无须应用这二者的问题就能够最好的加以阐明了。

系统分析对问题求解的特殊贡献在于，鉴定可能以后证明是重要的未预料到的因素和相互作用，在于迫使实验及调查方法的修改而包含这些因素和相互作用，以及在于阐明假设和假定中的关键性弱点。正如科学方法一样，通过实际的试验和严格的取样方法，有它对假设检验的坚决要求，在我们对物质世界了解的进展中提供了一种基本的工具，系统分析把这些工具结合成为一种灵活的但严格地对复杂现象的研究方法。它对实际问题应用的成功，最可能来自在一个研究机构内工作的一小群具有十分明确和焦点颇狭的科学家。对于这样一群人所必需的条件要在第七章加以某种详细的讨论，而在里，只强调一下，一群成功的系统分析工作者，从一开始，就已经应用一种仔细设计的研究策略，和对分析中应用的所有数据以充分的有效性，对连接建立模型阶段作了特殊的努力，就足够了。

对系统分析作了一般的定义，为什么我们一定要在生态学中应用系统分析呢？对这一问题的答案，部分地，在于生态学作为一门科学的相对复杂性，就像它所涉及的那样具有广泛机体种类多方面的相互作用。在它们是时间-从属的和经常变动的意义上，几乎所有的这些相互作用都是动态的。此外，相互作用常常具有工程师所谓的“反馈”特征，就是把一个过程的某些作用，带回到它的原始或到一个先前的阶段，以便加强或改变它。这种反馈有时会是正的，在作用加强的意义上，而有时是负的，在作用被减弱的意义上，反馈本身可能是复杂的，涉及一系列正的和负的作用，有着各种取决于一系列环境因素的结果。

然而，生态系统的复杂性不限于机体之间关系中多重相互作用的存在。生活机体本身就是变动的——实际上，变异性是它们的主要特征之一。这种变异性可用对其他机体的影响来表示，例如通过竞争或通过捕食，或它可能以机体，个别的或集体的，对环境条件的反应来表示。这种反应将反映于变动的增长率和生殖作用，或甚至在显著不良的条件下生存的变动能力。当这种特征被加于环境因素中的自变异时、例如气候和生境，生态过程和生态系统就变成难以研究和控制了。

结果，即使对相对未改变的生态系统的理解也远非易事。生态学家的传统反应曾经是把注意力集中到真实问题的小子集上。不少研究工作集中于单个机体在简化生境中的行为，例如对于一袋面粉中的谷盗或选择的培养基上的线虫。在另一方面，两三个种之间的竞争，同样在一个比较简单的生境中，曾被广泛地加以研究。

生态学研究的一个特流行的形式是对于捕食者和食饵之间的捕食者-食饵关系，例如实验室中鹿鼠 (*Peromyscus leucopus*) 和锯蜂幼虫^[36]，或草履虫 (*Paramecium*) 和藤毛虫

(*Didinium*)^[53]。在所有的这些例子中，都曾作出减低所研究的复杂性水平，到以传统研究方法可控制水平的尝试。即使当已经这样做了，这种相互关系仍然难以模造和理解^[55]。

当在生态学研究中包括了生态系统的蓄意改变的作用时，就引入了变异性和平互作用的更深一层的维度。在森林和农业的应用生态学的重要课题中，通常通过单独考虑作物种的反应而达到生态系统的某种简化，但这种研究对系统作为一整体，对在管理中的变化而引起的改变的反应，提供极少的情报。特别是，作物对土壤的影响，和对于作物曾施加影响的生态系统相联系的机体种类，都很少研究，主要因为设计能检验具有必需的复杂性程度假设的实验有所困难。把这些想法伸引到土地利用的生态学影响上，那光对土地利用和环境管理考虑了几种供选择的策略，甚至就更难，因此少有作出尝试。对于自然的或半自然的生态系统的有计划管理的研究，例如对于自然保护区的管理以保证野生动物的资源保护，也少有加以尝试，同样也因为难以包括促使生态系统的稳定性或不稳定性的，很多种类的复杂性和变异性。

由于上述所有的原因，即生态关系的固有复杂性，生活机体特有的变异性，以及由于人类对生态系统的蓄意改变而明显不能预料的影响，生态学家要求他的研究有一种有次序和合乎逻辑的安排，而这个超越出假设检验的序贯应用之外，虽然实验方法所实行的“诉诸自然”必然保留在组织安排的中心。应用系统分析对这种组织安排提供了一种可能的形式，一种实验给包括在有意识的模造系统的尝试之中的形式，以致复杂性和变异性仍被保留在它们能经受分析的形式之中。系统分析的创导者并没有宣称他们解决复杂问题的方法是唯一可能的方法，但，可以体会到，他们期望它是最有效的方法——如果对问题还存在着一个更有效的解，他们就会应用它。

然而,对于在生态学研究中,系统分析的应用还有一种进一步的原因。按照它的本性,生态学研究常常要求较长的时间。例如农业和园艺研究,大部分涉及每年收获的作物,因此一个周期的实验就要一年或一年以上来完成。对于施肥最适水平的探索,可能与其它耕作措施相结合,因此可能要好几年,特别当需要考虑实验处理和天气之间相互作用的时候。在丛林中,因为林木较长期的轮作,一次短期的实验很可能持续 25 年,而长期实验无论如何可能持续 40 到 120 年。关于资源管理的研究常常牵涉到类似的时间尺度,同时实验方法是相对地缓慢。因此,这必须从实验的每一阶段保证最大地可能进展,而系统分析的模型提供了必需的骨架。

那么,同样,生态学作为一门科学的目前状态,以及它在一广泛的领域内的极端分散的研究力量,急需一个统一的概念。很多现存的理论不仅有一种明显的不相容性,同时这些理论所根据的假设的弱点大多是未经考察过的,部分由于这些假设本身从未加以确定。有很多其它的分支学科也处于类似的阶段,但生态学肯定是这些分支之一,在其中系统分析可用作为现存想法的一种过滤器,虽然不是唯一的滤器。显示了不相容的理论可作为更迭的假设来检验,而系统分析本身常常会提出辨别这些假设所必需的关键性实验。

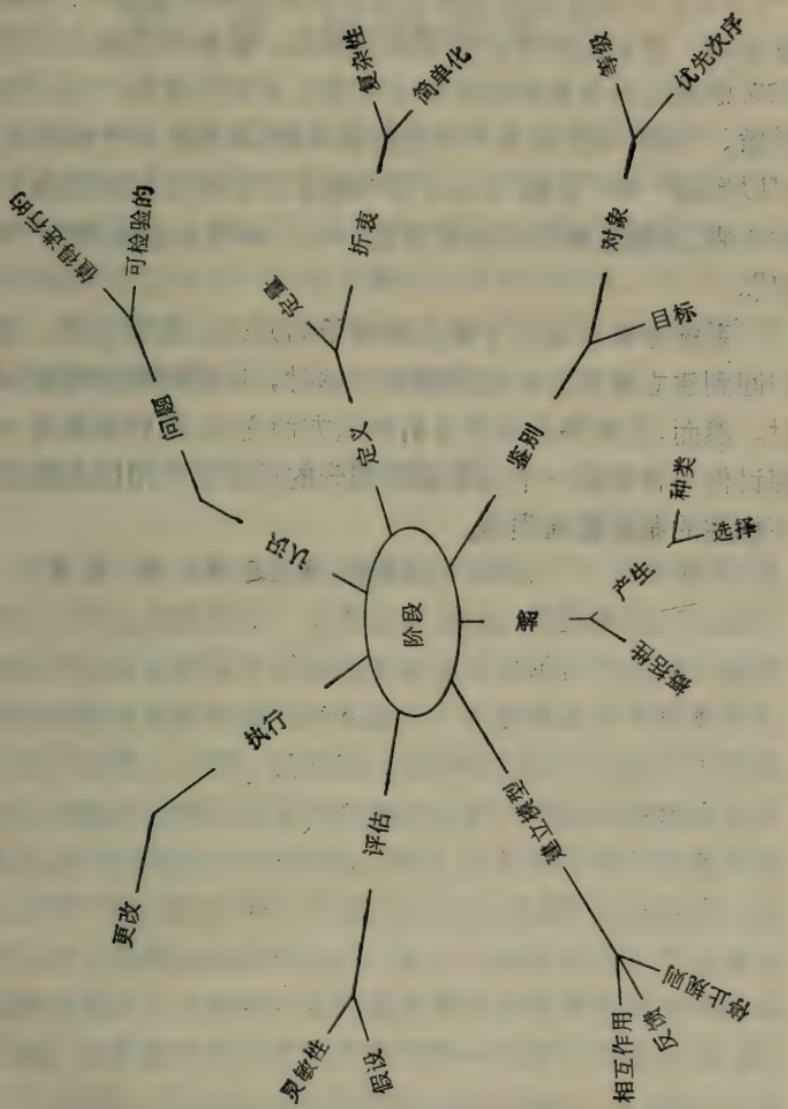
最后,我们需要仔细地考虑我们希望要编制的生态学关系模型的性质。在物理科学中通常不一定认识到我们对关系的思考,有多少程度受到工程和物理的实用模型所制约。事实上,如我们将在下一章看到,很多我们可能找来应用于系统分析的模型类型,该是从物理的因果关系所得出函数的和确定型的类型,而用以描述这些模型的数学是我们大家在学校里所学的传统应用数学,而这个,严格地讲,是应用于物理的数学。然而,很多生态学关系并不是这种类型,如我们已看到

而涉及机体和生境的变异性以及机体和生境之间的相互作用。直接研究和实验的方法就成为难以应用了，而必须引用更复杂的随机或概率统计的数学，来模造对生物学过程反应的变异性以及取决于一系列明显自变量的变量的定向关系。

至今，系统分析对生态学的应用已达到了发表的阶段是比较少的，因此不容易引用实际的例子。但是，可引用两个作为系统分析用于生态学方法的例子。第一，我们将简短的考查在国际生物学研究计划 (IBP) 中，营养物和分解者循环的研究中曾用过的系统分析的方法；第二，我们将看一下在土地利用的生态学影响的研究中系统分析的作用。

对于生态系统的营养物及分解者循环的研究工作远不是容易的。在循环中所涉及的过程的直接实验是困难的，因为循环的复杂性——所包含的很多参数的同时测定，可能不干扰过程本身甚至就不可能，特别在长期尺度内必须对季节性和周期性的变异而加以检测。在相继阶段中这些过程的参数部分的测定可能不够，因为季节性或年变异随阶段而异，同时因为在相继阶段各部分之间，缺乏任何测量相互作用的有效方法。然而在 IBP 计划中通过系统分析，对某种生物群落营养物和分解者模型的综合中作出了颇大的进展。很多开始从过去研究所累积的数据而导出的模型，导致通过过程的直接模拟所提出的关键性检验，而由此到进一步收集的数据和建立模型。例如，在不列颠建立半天然落叶林及山地沼泽地的模型中达到了显著的进展，而对于后者，冻原系统初步的综合，使国际研究走向冻原的管理或开发利用影响的研究，已成为可行的阶段。

同样，土地利用中主要变化对陆生生态系统影响的研究，已很少被尝试，因为涉及到大面积的土地和研究的长期性。同样，生态学模型的综合，从过去的研究结果开始，通过关键



性实验，已能在管理中作出变化影响的预测，而因此规定的土地利用政策的影响。对这类综合早期尝试的有趣的特点之一，是认识到组份生态系统生态学的极详细的模型，并非是最重要的。最急需的是比较简单的模型。这些模型能认识到对所考虑地区具有影响的各种机构的土地利用政策之间可能的矛盾。常常，可能使各个模型的公式化，因此在各个机构之间可以形成一种“竞赛”状态，而使他们认识到他们的政策之间的矛盾，而探求解决矛盾的方法——一种对土地利用的“专利权”。

系统分析可应用于像这些例子的方式，在第七章，当我们回到建立模型方法的策略性考虑时，还要较详细的加以探讨。然而，在转移到系统分析的这方面之前，我们需要进一步探讨作为骨架的一个基本组成部分的模型的作用以及综述一下模型的某些普通类型。

(王献溥 陈灵芝 译，郎所校)

第二章 模型和数学

在前一章，我们把模型描述成一个用物理或数学表示的问题组成部分的形式表达。在本章，我们需要对这种描述给以进一步的定义，以便对于系统分析建立重要的模型阶段，并对于问题的解法选择一个适当模型所涉及的内容，获得一些理解。我们将通过考查“形式表达”一词的含义，以及这些表达限于用物理或数学表示而作为开端。

1. 文字模型

非从事于数学的读者可能有理由询问：“一个问题的组成部分为什么必须给以一形式表达，同时，特别是为什么我们一定要把这种表达限于用物理或数学来表示，我们能不能用问题的纯粹口头描述同等好的进行，而避免这种专用数学的偏见呢？”当然，不错，我们对问题的最初认识可能是用口头文句来表达的，通过找寻我们能发现有关问题的最精确的口头描述，而可能有很大的收获。事实上，某些系统分析者明确地认识到“文字模型”是一个基本的建立模型的初步阶段，在其中结合了和解决问题有关的一切，用文字作出一个生态系统的确当描述，而特别对系统想来和研究有关的那个部分加以强调。出乎意料的是常常甚至与同一问题密切有关的四、五个人，对同一个生态系统的描述会彼此不相一致，而对于系统的某些成份，直接或简接地影响问题的实际方面的，甚至可能更加意见不一。对人数较多的协作组，多半会在适合用系

统分析的复杂问题中碰到，意见的分歧可能又明显又难以解决。因此，想要化一些时间来找出一种适合的描述就越发有理由了，即使描述包括某些字句，由于不能达到一致，而作为供选择的字句来表达。这样的一种描述，在问题范围的定义和界限，及目标和对象等级的鉴定阶段，可能有充分帮助。一个“文字模型”，达到了这种程度，虽然不包括在本书所用“模型”一词的定义之中，可能是十分宝贵的。

Mellanby^[57] 反对用名词“文字模型”。他指出，十分正确地，这一切只意味着是一种描述，因此没有必要授予描述事物的非常平凡的过程一个复杂化的名称。然而在本书中所用的模型定义意味是一种形式表达，而能够在这些形式表达和事件、过程及关系的纯口头描述之间加以区别，是有所帮助的。

然而，应该公平的指出，很多系统分析的有经验的创导者并不认为值得强调“文字模型”：除非这些模型集中在问题的定义和界限，以及目标和对象等级鉴定的范围之内。部分原因是由于有经验的分析者，很可能能够迅速转到产生一系列可能的模型，而会认为选择一个最合适的模型，多半可导致一个可行的解。部分对于“文字模型”不抱幻想，出于模型本身固有的困难，而就是这些困难，我们现在必须加以查考。大体上有两种主要的困难，所有其余的都直接从它们源出。第一、文字模型当它们寻求确定复杂的关系时很快会发生问题。真的，即使最微妙的关系常常能用文字来表达，而我们拥有的用各种语言的整个文学宝藏就是这个证据，但在生态系统中，复杂关系的同时运行，是个易用文字之间的序贯关系来表示的。关系的主要特点在描述它们所需的很多文字中很快就消失了，而什么地方都比不上反馈的描述中消失更快，这我们已经给它下过定义，作为一个过程的某些作用给带回到它的起源或前一个阶段，以致作用本身被增强或减弱。如果任何生态

学家怀疑这种应用文字模型描述生物学过程的困难的叙述，他不妨可以试试用文字来描述在植物中光合作用和呼吸作用之间，通过氧和二氧化碳的交换而表示的相互关系。

第二，不幸的是，同一文字不一定会对有关问题的每一个组成部分都具有同样的意义。文字如“生物量”、“生长”和“现存量”在它们可以加入模型之前都需要加以详细地下定义。定义之后，文字于是成为符号，但如果任何一个在原先小组以外的人开始应用这个模型，他用较广泛的上下文，比用符号所暗示的较狭的定义，更能理解这些文字。

2. 数学模型

数学的力量在于它提供一种能表达思想，特别是极复杂关系符号逻辑的能力，而同时，又保持了表达式的简明性和节约性。无可否认，对于一个非数学家，“表达式的简明”可能看成是数学的一个最靠不住的性质。但是数学表示法的整个基础，就建立在作为一种符号逻辑关系的经济表达式上，而这种表达式，在能够从关系得出预测性陈述的意义上是“形式的”。在关系上，缺乏预测一种或多种成份变化结果的能力，我们就不能够把这些式子认做是科学而不如认做是玄学或文学。

在建立复杂的模型中我们对数学表示法的应用，因此是提出一种简化，但并未明显歪曲基本关系的，代表性符号逻辑的一种尝试。逻辑学家有时把这种符号逻辑的应用，说成是一个系统通过应用同态象的“作图”，这就是现实的一种不完全的代表，现实的一幅漫画。

当生态系统的各种组份数值变化时，处理各种关系的各种数学法则，使得我们能够导出，我们可能期望在这些生态系

统出现的变化的预测。这些预测，转而能使我们在我们的模型系统和他们想要提出的现实系统之间作出比较，而以这种方式，相对从现实世界所得到的观察和数据，来检验模型的精确性——“诉诸自然”，这对科学方法的应用是必需的。事实上，模型系统的处理，可能本身就提出了检验系统精确性所必需的实验。

Maynard Smith^[56] 在“模型”(models)和“模拟”(simulations)之间作了一种区别。他认为有一实践目的的数学描述，而尽可能多的包含有关细节的，作为一种“模拟”，而把“模型”一词的应用限于尽可能少的包含细节的普遍概念的描述，这不是在本书中所将作出的区别。定义确定的符号之间的任何形式表达将被认做是一个模型，而这种模型将然后概括地用以模拟由于系统内诱导的变化而造成的生态系统特性。因此，在应用系统分析中，我们将试图把 Maynard Smith 所谓的“模型”和“模拟”达到熔合。

3. 确定性模型

在我们能非常深入地继续讨论模型的这种基本原理之前，我们该需要某些包涵基本概念切实可行的定义。然而，有一些依靠这些定义的简单模型的例子也将有所帮助，而因此现在就提一些。机体种群增长最简单的模型之一就是以微分方程式所给定的：

$$\frac{dy}{dt} = ry$$

这里 y 是种群在时间 t 的密度，而 r 为一常数。细菌群落在培养基耗尽之前的增长就是可用这样一种模型来表示的生物学过程的一例，其中增长率在时间任一点上都是在该时间种

群密度的一个恒定的比例。仅仅通过用这种形式所表达的关系，我们就可应用由微分方程所表示的符号逻辑的特定种类的性质，指出也能以下式所表示在时间任一点的种群密度：

$$y = y_0 e^{rt}$$

这里，同样， y 是在时间 t 的种群密度， y_0 是在时间 $t = 0$ 的密度， r 是一常数，而 e 是自然对数的底*。

这种简单的指数模型用途颇为有限，由于一增长着的机体种群通常会耗尽它的资源，而因此下降到某一平稳密度。一具有这种性质的更迭模型，是以下微分方程式

$$\frac{dy}{dt} = ay - by^2$$

这里 y 同样是在时间 t 的种群密度，而 a 和 b 都是常数。同样，这个模型也可能用以下方程式表示：

$$y = \frac{a/b}{1 + e^{-a(t-t_0)}}$$

这里 y 是在时间 t 的种群密度， y_0 是时间 $t = 0$ 的种群密度， a 和 b 是常数，而 e 是自然对数的底。这一逻辑斯谛模型十分恰当地代表着有一有限资源供应细菌种群的增长。种群起初遵循一种增长的指类型式，而当资源变成更有限时逐渐下降，直到种群数量达到一恒定水平，或渐近线。此外，作为在模型的数学表达式形式符号逻辑内的一种逻辑推理，通过模型的原始方程式的简单代数处理，我们可预测出恒定水平将是 a/b 。换言之，以抽象的数学名词，代替文字，表达模型，具有立即使我们能从模型得出进一步的数据。

* 任何不熟悉微分方程代数的读者，就必须不加调查的相信这一陈述。要点是在两个方程式之间有一十分确定的逻辑从属性，而用了这些形式之一所写的模型就自动暗示着另一形式。

4. 随机模型

上述两种模型是“确定性”的，意思是，给定常数的值，在给定时间 t 种群密度始终相同—— y 的值完全为 t 的值所决定，据熟知的自然法则原因始终得出相同的后果。微分方程模型实际上原先在数学对物理的应用中所发展——应用数学的传统意义——而很自然，在生态学中对模型的寻找，我们首先应该发掘在其它领域中可能应用的已经发展了的模型。

然而，我们可以一种非常不同的方式列出我们的模型的公式，在概率或随机模型中，利用生活机体的变异性作为：模型的一种基本性质。这种模型应用了一种，其发展较微分方程和微积分更近代的，十分不同的数学分支。这样一种模型的一个简单的例子，相当于指数增长的确定性模型的是：

$$\frac{dy}{dt} = [a + y(t)]y$$

这里 y 是在时间 t 的种群密度， a 是一常数，而 $y(t)$ 是具均数零的随机变量。这意味着 $y(t)$ 值取自一随机分布随时间而异，因此在相继的一瞬之间波动没有相关性。没有序列相关的假设看来可能是不真实的，但这一切意味着波动只在与系统有关的其它时间尺度相比的短时间内是相关的。

容易看出，如果一个随机模型被用为一次模拟的基础，模拟的结果不会终始如一，即使当常数和开始的数值相同、模型中的随机成份将提供变异性，而这种模型的目的是反映在生活机体和在生态系统中所发生的变异性。正如有关机体本身的实验一样，为了要测定系统将对各种变化反应的方式，这通常将必须进行模拟的重复试验。

5. 实用的定义

因此，在我们的初步例子中，我们简短地考察了两类模型，或计算用以可和观察值相比较的预测值的成套法则：

- (1) 确定性模型，由此可确实地算出预测值。
- (2) 随机模型，由此预测值取决于随机分布。

重要的是要记住这种分布，因为我们下一步就必须考查在模型的拟合中应用概率分布的方法，那就是选择常数值而产生满意的类似观察值的预测值。除非在我们的方程式中我们对这些常数先有所了解，它们就必须从实验或调查所取样本中加以估计。这些常数的估计需要应用本身取决于概率理论的统计学技术，同时我们该需要一些帮助我们对模型理解的实用定义。

首先，我们继续需要在总体 (population) 和取自该总体的样本 (sample) 之间加以区别。我们把有关作出推论的整个个体群称做一个总体。这些个体可能是有机体、生态系统、样方、或实际的机体、或生态系统任何测量值、或特征。一个样本是从该总体抽取的任何有限个体群，同时我们要假定样本是通过这样的一种方式采取的，即从样本所算出的数值是整个总体的代表，因此，可认为是总体数值的估计量。在本书中，我们没有叙述获得总体数值无偏估计量所必需的取样方法——任何好的统计学教科书会提供所必需的方法——但我们将假设确当的取样方法常常可得出某一确定总体的代表性样本。总体的特征值给定义为参数 (parameters) 和被认为是这些参数的估计量的样本的相当数值相反，在模型方程式中它们称为常数 (constants) 或函数 (coefficients)。我们要始终认清参数和样本统计数之间的差异。

其次，我们的模型方程式该包含两类变量。至少变量中的一个是一个应变量，在意义上它是一个由于其它变量的变动而预期也改变的变量。在我们的例子中，密度 y ，是一个应变量。其它的变量用微积分的语言来说，被称作自变量（independent variables），在意义上就是这些变量的更变就引起应变量的变化。然而“自变量”一词的这种用法是引起误解的，由于两个或多个自变量实际上可能是强烈相关的。每当在我们应用迴归分析技术提供模型参数估计量的时候，我们将应用名词“迴归”变量（regressor variables）来描述那些提供变化必然引起应变量改变的变量。

第三，我们把模型拟合（model fitting）定义为选择参数产生可接受的类似观察值的预测值，实际上，我将把产生观察数据的参数的概率，认做是参数的一个数学函数，定义为似然函数（likelihood function）。这个函数是模型和数据吻合性的一种测度，而似然达到最大的参数值称为最大似然估计量（maximum likelihood estimates）。实际上，我们的模型将进一步分成两个范畴，即分析模型（analytic models）和模拟模型（simulation models）。分析模型是那些为了预测值或分布所导出显公式的模型——它们包括迴归和多变量模型、实验设计以及标准、理论统计分布。模拟模型是那些可用一种常规算术运算所规定的模型，例如微分方程的解，转移矩阵的重复应用，或随机或伪随机数的应用。模拟模型具有较易为非数学家编制的优点，但它们通常比分析模型拟合观察数据要难得多。

6. 简单的例子

根据这些定义，现在让我们再多看几个在生态学中比较简单的数学模型的例子。Volterra^[88] 通过以下微分方程式，描

述了一个食饵种,其密度 x 及一捕食者,其密度 y 之间的相互关系:

$$\frac{dx}{dt} = ax - bx^2 - cxy$$

$$\frac{dy}{dt} = ey + c' xy$$

这里 a, b, c, e 及 c' 是系数

x 是食饵种的密度

y 是捕食者种的密度

t 是时间。

显然,这是一个确定性模型,在于据给定的 x 及 y 的开始值和据给定的系数值,我们将始终得出同样的预测。应变量是 x 和 y ,而自变量是 t (注意微分方程的形式常常蒙蔽了变量性质的鉴定),但是 x 及 y 的预测取决于 x 和 y 的先前数值,因此模型被称做是“递归的”。

模型的特性是比较熟悉的,而适合于数学分析,因此这是一种分析模型而不是一种模拟模型。在捕食作用不存在时,食饵种会遵循逻辑斯谛方程式,具有内禀增长率, a 及一容纳量 a/b 。食饵被捕食的速率与捕食者和食饵二者密度的乘积成比例。同时这也可能指出,单独通过数学分析(参见,例如, Maynard Smith^[56]),如果食饵的容纳量高达足以维持捕食者,捕食者和食饵数量都以下降的幅度振荡,捕食者振荡在相位上滞后于食饵。

自然,对于任何捕食者和食饵的确定种群,我们不会知道种群参数 $\alpha, \beta, \gamma, \eta$ 及 γ' 的确实数值(注意用希腊字母指定种群参数有用的惯例,而和用小写字母表示样本的估计量相反),而我们该需要找出某种从样本数据可得出种群参数估计量的方法。以后将要给出一个拟合这类模型的例子。

Skellam^[72] 给出了一个随机模型的有趣例子，作为对广泛生活机体类群在一个属中出现种数变异的一种可能解释。他设立了一种假设，就是进化树是一种随机过程的结果，在这个过程中，有时，每一系谱倾向于采取三种相互排斥的道路之一：

- (1) 保持不分枝
- (2) 分成二枝
- (3) 从所隶属的属中消失，由于
 - (a) 成为绝灭
 - (b) 成为一新属的始点(即改变了它的属名)。

从这种假设，就可能导出方程式：

$$\phi_{n+1}(u) = \phi_n(\alpha u + \beta u^2)$$

这里 ϕ_n 是在一个正好在 n 年前起源的属中，在成种数函数的阶乘矩。可以示出这一方程式的解，导致一种具有非正态第零组的几何分布。把这一分布对 n 积分，我们得出在一个属中种数应按照对数分布的预测，而在已知属中种数十分接近地按照这一分布。在本例中，注意，我们甚至还没有估计参数 α 及 β 的数值——模型的型式一旦已经决定，论证就靠数学的演绎逻辑。然而，如果在某属中必须预测种数，我们就该需要估计种群参数的某种方法。

7. 数学模型的种类

在这里我们已接触到一些数学模型的一般性质；本书的以后各章将比较详细地考查模型的某些特殊的种类。应用数学模型的附加利益之一，就是一个有经验的分析者能认识模型的“类型”，大致和一个有经验的植物学家相同，常常甚至在他并不了解这个种的时候，而能把一种植物放在某一属内。

在像本书这样一本导论书中,要包括所有的可能种类,该是不可能的,而我们的考查将限于那些系统分析的应用者最可能碰到的,即:

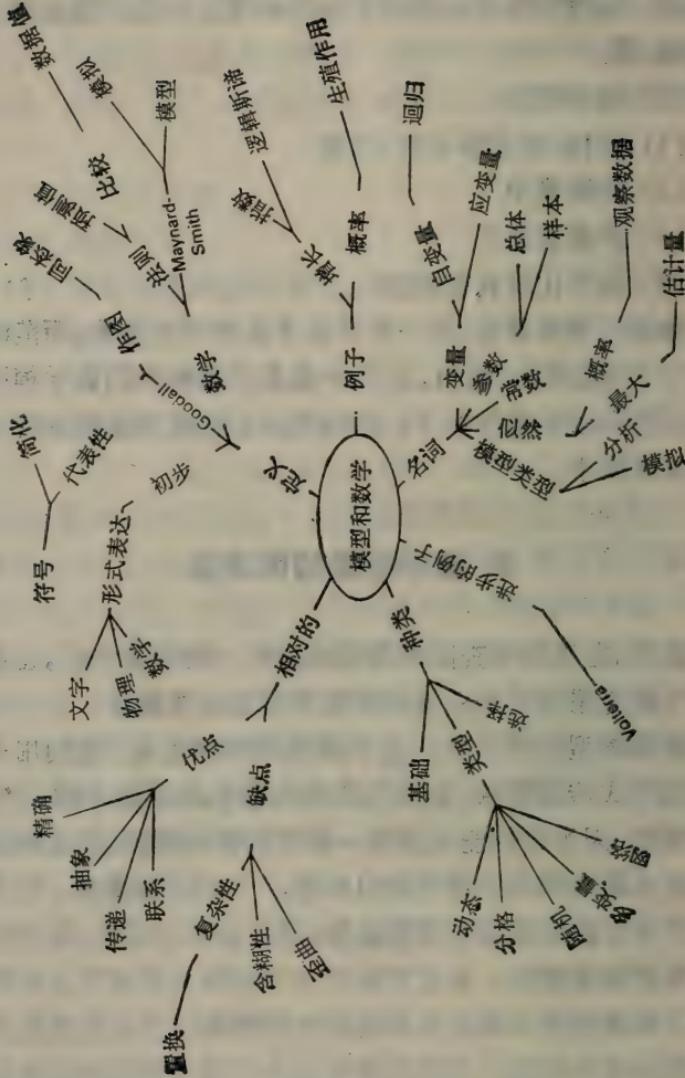
- (1) 动态模型
- (2) 分格(或分隔小室)模型
- (3) 矩阵模型
- (4) 多变量模型
- (5) 最优化及其它模型。

如我们将要看到,这一目录远非是包罗无遗的,而范畴也不是互不相交的。然而,这个分类是足够给我们数学模型应用到真实问题的某些例子,同时例举了在应用系统分析中模型的基本要求。

8. 数学模型的优缺点

然而,在转到考查数学模型的这些一般种类之前,让我总结一下在应用统计分析中利用数学模型的优缺点。

数学模型的优点是: 它们是精确和抽象地,它们用一种逻辑的方式传递信息,以及它们充当联系的明确介质。它们是精确的,因为它们能用这样一种方式作出预测,而这些预测可通过实验或调查的现实加以检验。它们是抽象的,因为数学的符号逻辑抽提出了那些成份,而只有那些成份,是对论证的演绎逻辑重要的,如此排除所有可能附加在文字上的附加意义。数学模型从相互关系的特性的整体认识,传递信息到所研究的某一问题,因此无须对过去所有的研究加以重复而得出逻辑上从属的论点。数学模型提供了联系的一种有价值的手段,因为在数学中应用的符号逻辑的明确性,这是一种大部分不受人类语言的正常障碍所影响的联系介质。



数学模型的缺点在于符号逻辑的明显复杂性，至少对非数学家而言。在某种程度上，这是一种必需的复杂性——如果所研究的问题是复杂的，它可能，但不一定，描述问题所需的数学也会是复杂的。数学也有着某种程度的模糊性，很多人把数学结果转换到现实生活所碰到的困难并不只限于非数学家。显然，在很多提交给科学杂志的论文中，无法正确地解释分析的先进方法的结果。可能因为分析结果的解释，往往远比分析所根据的数学讨论得少。Bross^[8] 强调“伪科学猖獗因为比较少的人不辞烦劳的把代数学翻译成日常语言，在这里论点的荒谬就会显而易见了”。

然而，数学模型的最大缺点是由于顽固地坚持用某一种模型而可能在一个问题中引入曲解，甚至在它并不真正的符合事实的场合下，而困难有时在放弃一个个再能使研究进行下去的模型中是明显的。建立数学模型是一件冲昏头脑的工作，以致对建立模型者而言，比较容易放弃现实世界，而使他（她）自己沉迷于抽象艺术形式的数学语言的应用。就是为了这种原因，应用系统分析强调“建立模型”，只是研究概括结构的一个步骤。我们必须时刻小心不要让建立模型变成了实践的目的。

（陈灵芝 王献溥 译，郎 所 校）

第三章 动 态 模 型

通过考查比较近代的发展之一建立模型的领域中，我们将对数学模型的某些类群开始我们的综述。系统动态的研究是以伺服(传动)系统 (Servo-mechanism) 为基础的，其本身就是一种比较近代的发展，而在任何实际应用中，动态模型的应用是靠现代高速数字电子计算机，在短时期内解大量(成百)方程式的能力。方程式是对所模拟系统的运行，复杂程度不一的数学描述，而以由判断函数所控制的速率而变化的各类水平的表达式作为形式。水平方程式代表系统内的这些变量，如重量、机制数和能量的累积，而速率方程式则控制着随时间而变化的水平。判决函数明确地或暗示性地，代表着假定控制系统的运行的政策或规则。

像在末一章所强调，一个系统的数学模型只能代表该系统到这种程度，就是描述模型组份运行的方程式，准确地描述真实系统组份的运行。动态模型的流行，由于这个方法用于描述系统的运行具有极大的灵活性，包括对控制变量和正负反馈等组份的非线性反应。然而，如我们将会看到，这种灵活性有其缺点。总之，它通常不可能包含一个系统所有组份的各种方程式，就象，甚至用现代的电子计算机，模拟很快就变得太复杂了。因此，至于组份的那一些是控制系统的，就必须得出一种根据判断和假设的抽象。

在建立模型中系统动态的应用包括三个主要步骤：首先，必须鉴别出感兴趣的系统的动态特性，而把有关产生这种特性的相互作用的假设构成公式——我们可以用问题的定义而

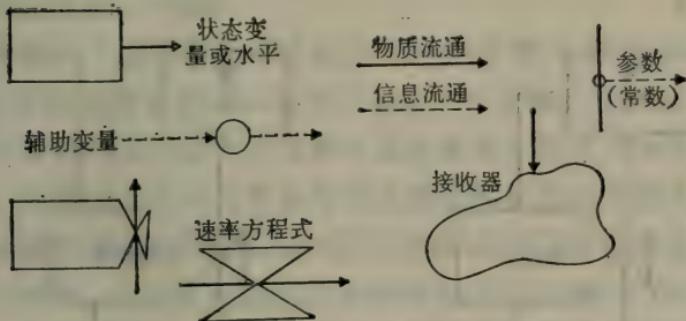


图3.1 Forrester 所提出代表系统内部相互关系的示意图

鉴定这一步，除了我们现在是牵涉到系统的变量的详细特性和相互作用之外，而这显然和建立模型阶段本身以前的系统分析阶段密切相关。第二，一个电子计算机的模拟模型必须用这种方式产生，就是它复制出所验明对系统作为基本的特性和相互作用的基本成份。第三，当我们对模型的特性足够接近真实系统而感到满意时，我们然后利用模型来理解在真实系统中所观察到的变化趋势，而在可能的行动路线的评价中，即在系统分析的以后阶段，提出要进行的实验。

动态模型对研究工作者的吸引力之一，在于应用关系图解来总结一个复杂系统的主要相互关系。Forrester^[24]所介绍的示意图示于图 3.1，虽然这些示意图首先为表示工程系统而创建，它们能应用于生态学并且同等方便。总之，在广泛的应用范围内采用一套标准的符号，可得到很大的便利。

Forrester 对可在状态确定的系统中加以区别的各类变量指定了特殊的符号。状态变量本身，或积分的容度在长方形内表示，变化率则在表示数值的符号内，而辅助变量则在圆圈内加以表示。参数或常数示作为一线上的小圆圈。物质的流通以连续的箭头表示，而信息的流通则以虚线箭头表示。图 3.2 给出在指数及逻辑斯谛增长表示中应用这些符号的例

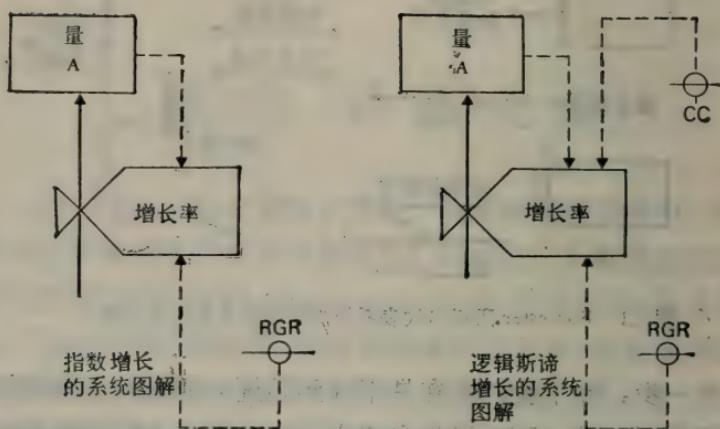


图3.2 指数及逻辑斯谛增长系统图解的简单事例(说明见正文)

子。在指数增长中，量A为增长率(GR)所控制，增长率本身则为有关相对增长率(RGR)的讯息，设为一常数，以及量A的当前数值所改变。在逻辑斯谛增长中，A为GR所控制，而GR则为有关A的当前值及两个常数，RGR和容纳量(CC)所改变。

关系图解确定关系并不明确就毫无价值了。这种定义靠应用数学方程式或电子计算机算法语言一使电子计算机能解方程式所必须书写的明确指令一就比较容易完成。然而，很多人发现用符号指示主要关系，作为对建立在数学表达式内假设的一种查核，是有所帮助的。同时，因为这种原因，这些图解更通常地画在方程式确定之后而非之前。

人们怎样着手建立某种实际问题的动态模型的任务呢？对于这个问题没有简单的答案，而大部份取决于从事该项任务的个人的基本技能，特别取决于个人是否有必需的生态学知识，同时有足够的数学能力而充分利用数学的可能性。通常地，动态模型由生态学家、数学家和资源管理人员所组成的

科研人员小组加以编制。

最方便的开端常常是可以应用一种比较简单的文字模型，作为最终规定系统的系统方程集的一个基础。数学家将企图尽可能快的通过联接系统的状态变量的方程式，将关系公式化，至于生态学家及资源管理者则企图把这些方程式与他们对问题的理解相关联，应用关系图解以及方程式的重新解释作为描述，用它来和原先的文字模型比较。整个方法是一种迭代法，通过几次连续逼近。有时模型将大量地动用系统的部份的现存模型，即指数或逻辑斯谛增长，或将作为一现存模型的修改形式而开始。基本的数学充当对经验传递的一种便利的介质，同时也在数学家及生态学家之间作为一种联系的介质，就像在末一章所强调的那样。

然而，必须强调，形式方程集是建立模型过程的下一个阶段所需要的，建立模型的过程就是在电子计算机上模拟生态系统，利用电子计算机的速度来估计很多试探值的迭代解。举一个例子说，模型的很多参数(常数)该是未知的，而因此电子计算机通过从某些猜测，或任意的数值开始的迭代搜索，而用来找出这些参数的适当数值。同样，在二个或多个变量之间假定有函数关系的场合，为了使模型拟合所观察的数据，这些关系的形状和系数皆需加以探求。

对于很多生态学家，存在编制动态模型特殊目的地电子计算机语言，是一种附加的吸引力。语言如 DYNAMO，连续系统模拟语言(CSSL)以及连续系统建立模型程序(CSMP)已经创建，使得没有高级编制程序技术的研究工作者，能对电子计算机作完善地应用，而这些编制程序系统，不仅企图促进研究工作者和电子计算机之间的沟通，同时也促进了研究工作者之间的联系。其次，在这些模拟程序设计系统中，一个重要的特点是所有的流程和处理的细节，可能用概念性的而非

电子计算机的次序加以提出。程序设计系统本身包涵一种分类常规，它以一种有效的算法语言，指令所有的计算和积分。结果，模拟程序可能提得更加的清楚，同时系统也可能检验出各种程序和概念上的误差。

然而，很多同时熟悉和有电子计算机程序编制技巧的研究工作者，都偏向以高水平语言，例如 FORTRAN、BASIC 或 ALGOL 来编写他们自己的模拟程序。在这些语言之中，或许用来工作最容易的是 BASIC，因为它被设计成为一种交直的语言，而语言的这一特性大为简化了常数和系数的拟合以及模拟的检验。其次，应用一种通用的计算机语言，必然避免了在应用任何特殊目的语言中所固有的限制和守则。比较下面例子中供选择的公式。

例 3.1——酵母在单种培养和混合培养中的增长

作为动态模型对一个生态学(更严格地讲生物学)问题应用的第一个例子，我们将讨论一个首先为 Gause^[26] 所描述的比较简单的情况，他用已知量的糖培养了两种酵母 (*Saccharomyces cerevisiae* 及 *Schizosaccharomyces ‘Kefhir’*)。酵母在有足够的糖供应，以及某些其它对生长必要的物质的有氧条件下增长，消耗糖而提供对新酵母细胞的增长和对酵母维持生命所需的能量。在呼吸过程中糖分解的终末产物(二氧化碳和水)并不污染酵母的环境。然而，如果酵母在无氧条件下生长，呼吸过程的一个额外的终末产物是酒精，它可能在酵母生长的环境中累积。这种酒精具有减慢和最终停止，酵母的芽的发展，甚至当仍有足够可得的糖份供生长的时候。

Gause 以单种培养，同时也以混合培养，培养了两种酵母，而两个种在混合培养中的增长和它们在单种培养中增长的比较，提示这两个种有一彼此互相作用的影响。他的假设

是，这种影响是由于从两个种有同样废物的形成，即酒精，而这一产物影响了两个种的芽孢的形成。为了要检验这种假设，我们需要，在相同的有害废物的产生是相互作用唯一原因的假设下，能模拟两个种，独立地和混合地增长。

对于这一例子的一张关系图解被示于图 3.3。有三个状态变量：即第一和第二种酵母量和酒精的量。数据的迹像指示

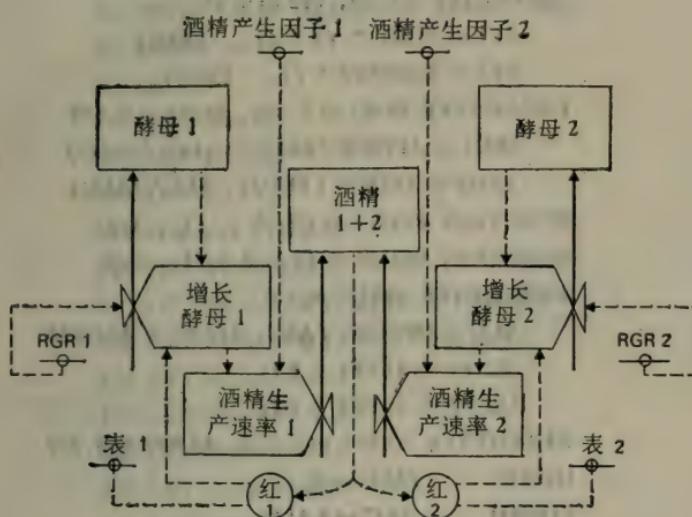


图3.3 两种酵母种增长及干涉的关系图解，据 de wit 及 Goudriaan^[17]

酵母的增长取决于酵母的量，酵母的相对增长率和一个代表衰减因子的辅助变量。这种衰减因子，本身又是酒精存在量的一个函数。对于两种酵母基本关系是相同的，虽然参数的值和函数的形状可以假定不同。酒精的量由两个种产生酒精的速率所控制，而这些速率本身又取决于种的增长率以及酒精生产的合适因子。

De Wit 及 Goudriaan^[17] 给出模型的 CSMP 程序，而这一程序转印于表 3.1。一相当的 BASIC 程序示于表 3.2，而从这

一程序所得出的参数估计值结果示于表 3.3，同时相对 Gause 所得出实验数值作图示于图 3.4。

表3.1 两个酵母种增长及干涉的 CSMP 程序。据 De wit 及 Goudriaan^[17]

```
TITLE MIXED CULTURE OF YEAST
Y1 = INTGRL (IY1, RY1)
Y2 = INTGRL (IY2, RY2)
INCON IY1 = 0.45, IY2 = 0.45
RY1 = RGR1 * Y1 * (1, - RED1)
RY2 = RGR2*Y2 * (1, - RED2)
PARAMETER RGR1 = 0.236, RGR2 = 0.049
RED1 = AFGEN (RED1T, ALC/,MALC)
RED2 = AFGEN (RED2T, ALC/MALC)
FUNCTION RED1T = (0.,0.), (1., 1.)
FUNCTION RED2T = (0., 0.),(1., 1.)
PARAMETER MALC = 1.5
ALC = INTGRL (ALC, ALCPI + ALCP2)
ALCP1 = ALPF1 * RY1
ALCP2 = ALPF2 * RY2
PARAMETER ALPF1 = 0.122, ALPF2 = 0.270
INCON      IALC = 0.
FINISH      ALC = LALC
            LALC = 0.99 * MALC
TIMBER     FINTIM = 150., OUTDEL 2.
PRTPLT     Y1, Y2, ALC
END
STOP
```

参数估计量是怎样得出的呢？在本例中，Gause 以单种培养生长两种酵母，因此首先可能获得分别对每一种的增长率及酒精产生率的估计量，而然后比较生长在一起的两个种的生长和已知开始量，以及在芽胞形成完全被抑制的某一估计的最高酒精浓度。

如果相对增长率及酒精生产因子，尽可能接近的定在符

表3.2 在混合和单种培养中决定酵母增长的 BASIC 程序

```
10 REM MIXED CULTURE OF YEASTS
20 PRINT "INITIAL AMOUNTS: Y0, Y2";
30 INPUT Y1,Y2
40 PRINT "RELATIVE GROWTH RATES: R1, R2";
50 INPUT R1, R2
60 PRINT "ALCOHOL PROD RATES: F1,F2";
70 INPUT F1, F2
80 PRINT "MAX ALCOHOL LEVEL: M";
90 INPUT M
95 PRINT
100 LET A = 0
110 LET D1 = 0
120 LET D2 = 0
130 FOR I = 1 TO 60
140 FOR J = 1 TO 10
150 LET S1 = R1*Y1*(1 - D1)*0.1
160 LET S2 = R2*Y2*(1 - D2)*0.1
170 LET Y1 = Y1 + S1
180 LET Y2 = Y2 + S2
190 LET P1 = F1*S1
200 LET P2 = F2*S2
210 LET A = A + P1 + P2
230 LET D1 = A/M
240 LET D2 = A/M
250 NEXT J
260 PRINT I,Y1,Y2,A
280 NEXT I
290 STOP
300 END
```

合两次实验性单种培养结果的数值上，种的混合培养的模拟结果与实验结果的比较提示，*Saccharomyces* 的实际增长是显著估计过头的，而 *Schizosaccharomyces* 的则估计不足。因此，我们必须结论说两个种并非唯一地通过酒精的生产而彼此干

表3.3 两种酵母在单种培养及混合培养中增长的观察值和计算值

Schizosaccharomyces 'Kefhir'

小时	酵母的容积(任意单位)			
	单种培养		混合培养	
	观察值	计算值	观察值	计算值
0	0.45	0.45	0.45	0.45
6	—	0.60	0.291	0.59
16	1.00	0.95	0.98	0.81
24	—	1.34	1.47	0.88
29	1.70	1.64	1.46	0.89
48	2.73	3.04	1.71	0.89
53	—	3.44	1.84	0.89
72	4.87	4.72	—	—
93	5.67	5.51	—	—
117	5.80	5.86	—	—
141	5.83	5.96	—	—

Saccharomyces cerevisiae

小时	观察值	计算值	观察值	计算值
0	0.45	0.45	0.45	0.45
6	0.37	1.72	0.375	1.70
16	8.87	8.18	3.99	7.56
24	10.66	11.83	4.69	10.86
29	12.50	12.46	6.15	11.47
40	13.27	12.73	—	11.75
48	12.87	12.74	7.27	11.77
53	12.70	12.74	8.30	11.77

扰另一种的生长。可能其中一种(或二者)产生某种刺激或抑制另一种的额外产物,而在过程的建立模型能进一步进行之前,我们还需要其它的生物学资料。

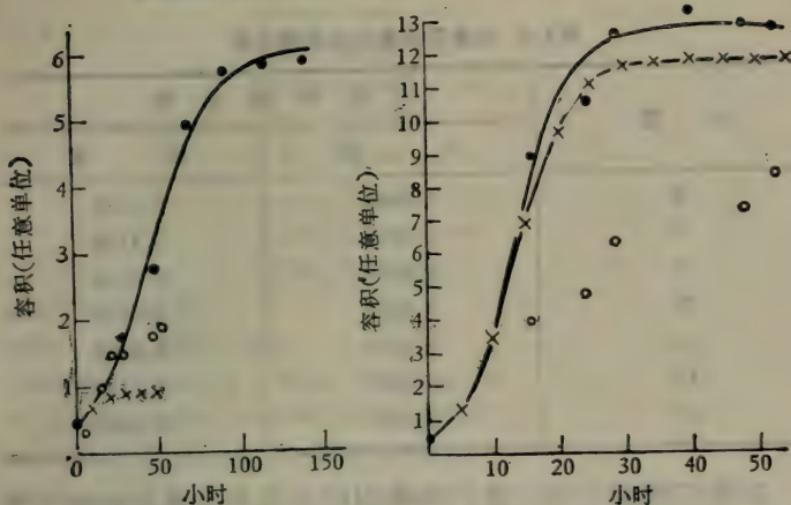


图 3.4 对酵母生长在单种培养及混合培养中观察及计算值的比较。

○ = 混合培养, ● = 单种培养, ●—● = 模拟的单种培养及 ×—× = 模拟的混合培养

例3.2 大麦和燕麦生长的竞争

对于动态模型的第二个例子, 我们将应用 Lotka-volterra 方程式:

$$\frac{dx}{dt} = x(a - bx - cy)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(e - fx - gy)$$

这里 a, b, c, e, f 及 g 是正常数代表在混合群落中植物种之间的竞争。和第一例相反, 在一农作物的混合丛中每种植物数则在种植时测定。在我们的模型中, 每一作物种之间的竞争将以“相对空间”表示, 这是一种无维变量, 表示对可得的根、叶空间, 营养物, 日光等有关因素, 拥挤影响的特性。干物质的实际生产于是可得自“相对空间”和单作密植的最高可能

产量的乘积。因此所有这三个量都是时间的函数。

表3.4 大麦及燕麦的经验增长率

日 数	相 对 增 长 率	
	大 麦	燕 麦
0	0.4286	0.7143
7	0.1071	0.1190
14	0.0441	0.0634
21	0.0225	0.0431
28	0.0064	0.0242
35	-0.0036	0.0511
42	-0.0065	0.0491

在我们的例子中，我们将模拟作为混合群落种植的大麦和燕麦的增长和竞争。微分方程，其中 r_b 代表大麦的相对空间以及 r_o 代表燕麦的相对空间，如下：

$$\frac{dr_b}{dt} = G_b(r_b - r_b^2 - r_b r_o)$$

$$\frac{dr_o}{dt} = G_o(r_o - r_o^2 - r_b r_o)$$

表3.5 在竞争中生长的大麦和燕麦的 CSMP 程序

```

TITLE BARLEY AND OATS -- COMPETING FOR THE SAME SPACE
INITIAL
    RSO1 = 3.0 * DO
    RSB1 = 9.0 * DB
DYNAMIC
* EQUATIONS FOR OATS
    RSO = INTGRL (RSO1, RATEO)
    RATEO = RSO * (1. - RSO - RSB) * AFGEN (RGRO, TIME)
* EQUATIONS FOR BARLEY
    RSB = INTGRL (RSB1, RATEB)
    RATEB = RSB*(1.-RSO-RSB)* AFGEN (RGRB, TIME)
FUNCTION RGRB = (0.0,0.4286), ...

```

```

(7.0, 0.1071), ...
.....
.....
(42.0,-0.0065), ...
FUNCTION RGRO = (0.0, 0.7143), ...
(7.0, 0.1190), ...
.....
.....
(42.0, 0.0491), ...
METHOD MILNE
PRINT RBS, RSO, DELT
TIMBER   FINTIM = 42.0, PRDEL = 7.0
* DENSITY OF SOWING ON ROW/CM
PARAMETER DB = 0.02, DO = 0.02
END
STOP

```

表3.6 在竞争中生长的大麦和燕麦的 BASIC 程序

```

10 REM COMPETITION BETWEEN BARLEY AND OATS
20 PRINT "SOWING DENSITIES IN ROW/CM";
30 INPUT D1,D2
35 PRINT\PRINT\PRINT
40 LET S1 = 3.0*D1
50 LET S2 = 9.0*D2
60 DIM P(7), R1(7), R2(7)
70 FOR I = 1 TO 7
80 READ P(I), R1(I), R2(I)
90 NEXT I
100 LET T = 0
110 FOR I = 1 TO 42
120 FOR J = 1 TO 100
130 FOR K = 2 TO 7
140 IF T>P(K) THEN 180
150 LET G1 = R1(K-1) + (T - P(K-1))*(R1(K)
    - R1(K-1))/7
160 LET G2 = R2(K-1) + (T - P(K-1))*(R2(K) - R2(K
    - 1))/7

```

```

170 GO TO190
180 NEXT K
190 LET S3 = S1*(1 - S1 - S2)*G1*0.01
200 LET S4 = S2*(1 - S2 - S1)*G2*0.01
205 LET S1 = S1 + S3
207 LET S2 = S2 + S4
210 LET T = T + 0.01
220 NEXT J
230 PRINT I, G1, G2 S1, S2
240 NEXT I
250 STOP
251 DATA 0, 0.7143, 0.4286
252 DATA 7, 0.1190, 0.1071
253 DATA 14, 0.0634, 0.0441
254 DATA 21, 0.0431, 0.0225
255 DATA 28, 0.0242, 0.0064
256 DATA 35, 0.0511, -0.0036
257 DATA 42, 0.0491, -0.0065
300 END

```

为了要模拟随时间的竞争，我们将应用一种常用于这类模型中的措施，就是把系数 G_1 及 G_2 认作为时间的经验函数示于表 3.4。这两种函数代表无竞争时相对的植物增长率，这个从种子密度极低的实验性种植中加以测定 (Baeumer 和 de wit^[3])。

经验函数像这些相对增长率，是容易凭借建立特殊目的模型的语言而建立模型的——事实上合并这些函数的能力是这些语言的主要优点之一。Brennan 等^[7] 对这一模型给出一 CSMP 程序，而这一程序的一部份则示于表 3.5。在这一程序中，函数得自列表各点的线性插值，但 CSMP 同时也考虑到数据各点之间的二次插值，如果这一准确度水平是证明正确的话。

一相当的 BASIC 程序示于表 3.6，同时经验函数也借线性

表 3.7 表3.6 BASIC 程序的结果

SOWING DENSITIES IN ROW/CM? 0.02,0.02

1	.6301076	.3831307	.09683289	.2403713
2	.5450647	.3372021	.1387513	.299701
3	.4600219	.2912736	.179684	.3522976
4	.3749791	.2453451	.214875	.3952106
5	.2899363	.1994165	.2421353	.4280727
6	.2048936	.153488	.2612913	.4519494
7	.1198508	.1075595	.2730962	.468282
8	.1111366	.09819005	.28102	.4803851
9	.1031938	.08919006	.2880248	.4908378
10	.09525091	.08019006	.2941902	.4997922
11	.08730806	.07119007	.2995939	.5073929
12	.07936521	.06219008	.3043083	.5137725
13	.07142236	.05319009	.3083993	.5190492
14	.06347951	.0441901	.3119251	.5233257
15	.06052903	.04104518	.3150599	.5269338
16	.05762902	.03795947	.3179564	.5301679
17	.05472904	.03487376	.3206301	.5330534
18	.05182904	.03178805	.3230954	.5356136
19	.04892904	.02870233	.3253657	.5378698
20	.04602905	.02561662	.3274531	.5398408
21	.04312905	.02253091	.3293688	.5415438
22	.04042705	.02022304	.331127	.5430206
23	.03772705	.01792304	.33274	.5443099
24	.03502706	.01562305	.3342153	.5454211
25	.03232706	.01332305	.3355593	.5463624
26	.02962706	.01102305	.336778	.547141
27	.02692706	8.723054E-3	.3378765	.5477632
28	.02422707	6.423056E-3	.3388594	.5482341
29	.02800433	4.985750E-3	.3398535	.5485846
30	.03184718	3.557180E-3	.3409836	.5488441
31	.03569004	2.128610E-3	.3422469	.5490146
32	.03953289	7.000401E-4	.3436406	.5490982
33	.04337584	-7.285637E-4	.3451618	.5490972
34	.04721878	-2.157168E-3	.3468074	.5490141
35	.05106173	-3.585772E-3	.3485743	.5488512
36	.05081713	-4.010169E-3	.3503868	.5486391
37	.0505314	-4.424464E-3	.3521704	.5484076
38	.05024568	-4.838759E-3	.3539257	.5481573
39	.04995996	-5.253055E-3	.3556533	.5478888
40	.04967424	-5.667350E-3	.3573538	.5476027
41	.04938852	-6.081645E-3	.3590278	.5472996
42	.0491028	-6.495940E-3	.360676	.5469798

插值加以近似。从这一程序的计算结果列于表 3.7 并作图于图 3.5。因为大麦先迅速生长而然后平稳，而燕麦则相反，当

两个种生长一处时，可得空间的一个不成比例的部份在一较早的阶段为大麦所占，到了燕麦开始增长时，就没有足够的空间容纳它们了。

例3.3 大马哈鱼的溯河洄游

我们将要讨论的第三个动态模型的例子是 Radford^[65] 所讨论的大马哈鱼溯河洄游的模拟。系统的基本组份总结于图

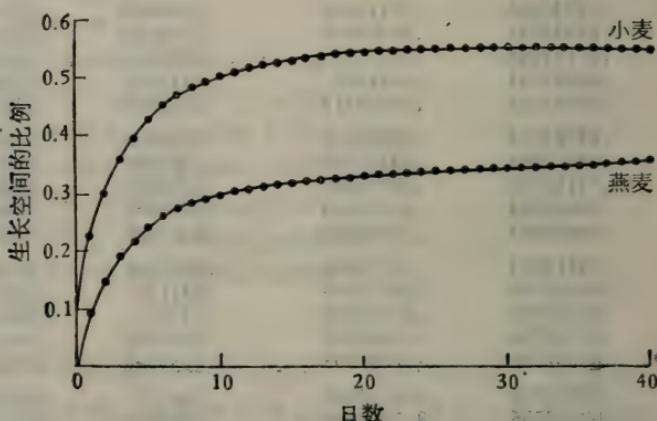


图 3.5 从 0.02 cm 的开始空间燕麦及大麦的生长

3.6 的关系图解中。大马哈鱼的洄游假设取决于河口的淡水量，而不取决于水堰的水位，在水堰，测定了大马哈鱼洄游速率及水位。图解上方的连续线指大马哈鱼从海洋到河源，经河口及水堰的通道。下方的连续线指从河源到海的水道。三个有用的状态变量是河口的大马哈鱼数，河源的大马哈鱼数，以及等待下流的大马哈鱼数。第四个状态变量是河口中的淡水量。这个模型取决于几个常数，特别是水堰中的水位落差，上流的极限水位，大马哈鱼的总数以及淡水与海水混合速率的一个延滞因素。

这个模型也要求大马哈鱼季节性流入及大马哈鱼洄游潜

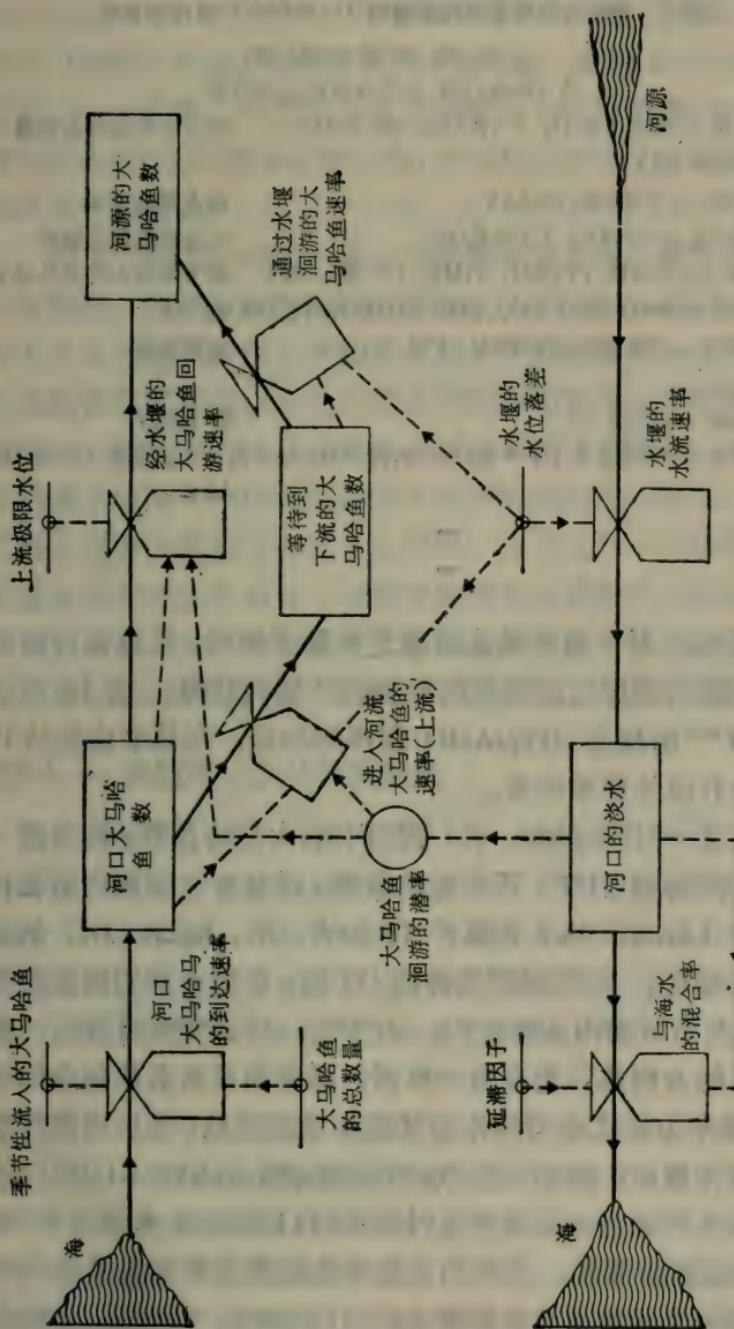


图3.6 大马哈鱼溯河洄游的关系图解,据 Radford^[63]

表3.8 模拟大马哈鱼溯河洄游的 DYNAMO 程序的部份

记 录	大 马 哈 鱼 溯 河 洄 游
记 录	为 IBMS/360 电子计算机编的程序
L NSE.K = NSE.J + DT * (RASE. JK-RSMW. JK-RSER.JK)	河口中大马哈鱼数量
R RMS.KL = FWE.K/DELAY	海水混合速率
R RASE.KL = TNSTY * SIS.K/100	大马哈鱼到达速率
A SIS.K = TABHL (TDRSI, TIME, 15, 201, 31)	季节性流入的大马哈鱼
T TDRSI = .083/.131/.129/.133/.323/1.370/1.108	表 SIS
A PRSM.K = TABHL (TPRSM, FW, K, .6, 1.6, 1.)	迴游潜率
T TPRSM = 0.0/0.95	表 PRSM
L FWE.K = FWE.J + DT * (RWFW.JK-RMS.JK)	河口中的淡水 IN ESTUARY
•	•
•	•
•	•

率的资料。对一特定的水堰缺乏实验证据时，系统运行的有用的理解可通过这些关系的合理估计量而获得。表 3.8 示出 Radford^[63] 所提出 DYNAMO 程序的部份，在其中这些估计量被合并成为简单的表。

在某一时间 (NSE. K) 河口中的大马哈鱼数，则用前一小段时间间隔 (DT) 所存在的数量，以及在该间隔内所进行的抵达 (RASE. JK) 和离开 (RSMW. JK, RSER. JK) 的速率加以确定。据假设所选择的 DT 值，使它合理的假定这些速率，在短时期内是恒定的。对于每一状态变量可写成一类似形式的方程式，而在每一事例，程序指示所必然包含的速率。速率方程式也可写作为状态变量的函数，而引用的任意函数作为假设。例如，在一短的时间间隔内 (RMS.KL) 河口的水与海水的混合率取决于在时间 K 河口中的淡水量 (FWE. K) 除以延滞常数。在河口大马哈鱼的到达率取决于大马哈鱼依据一个函数季节性的流入河口 (TABHL TDRSL, TIME,

15, 201, 31)。DYNAMO 符号指示数据按某种任意函数取决于 TIME (时间) 每隔 31 天一点列表，在第 15 天开始而在第 201 天结束。在表的各点之间假定为线性插值，如 TIME (时间) 少于 15 天则采用第一值，如 TIME (时间) 大于 201 天则用末一数值。

和用 CSMP 一样，一般，在流程图中对每一符号就该有一行编码，而书写这些行的次序就像 DYNAMO 系统一样，并无关系而能将方程式分成适合电子计算机顺序。然而，以列表的数值翻译成由正交多项式所拟合的曲线，把这种关系翻译成一种像 BASIC 那样的通用语言是没有困难的。这个例子例举了应用一个比较复杂的生态学问题的动态模型，对于它很多必需的数据可能还不易获得。应用这样一种模型的优点是系统变化的敏感性，在假定的参数及函数中可以较详细的加以探求。如此今后研究工作的重点应置于这些参数的直接测量，这些参数在决定系统运行的道路上表现得是重要的。

例3.4——美国西川云杉的收获表

作为第 4 个例子，我们将看一下 Christie^[11] 所得出编制森林收获表的一个经验模型，它例举了一个动态模型的早期应用——事实上，一次在这一技术被广泛的称做动态模型之前的应用。这个例子在举例说明这种基本想法并不特别新鲜有用，同时也指出一种多少经验主义极端的程度。

收获表是森林工作者指示一树木林分在某一生境上，包括其有用生命的大部份，在周期性间隔中逐渐发育的传统方法。这样一张表通常包括树的平均直径和高度，它们的基面积(在胸高处树木横断面的总和)及材积。

收获表从科学林业的早期就已产生，大多应用对从测量的样本小区得出的数据拟合曲线的作图方法。由于新的统计

技术的创建，借拟合曲线的常规作出了改进森林林分特征的尝试。然而，由于收获表的各个部份是相互依赖的，重要的是要保证拟合曲线的关系反映出变量的相互依赖性。在不列颠，这种方法的一个主要特点是应用一张“主表”，在主表中对于所有重要的林木特征的关系皆相对“支配木高度”而编制（即，每公顷 100 株直径最大的树的平均高度），相当于质或地位级的收获表，然后通过依据一支配木高/年龄辅助关系以年龄取代高度而从主表关系得出。

图 3.7 给出一简单收获表的关系图解，以及表 3.9 给出一美国西川云杉 [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr]。收获表计算的 BASIC 程序。对从一系列生长所得出的每一年龄，从取

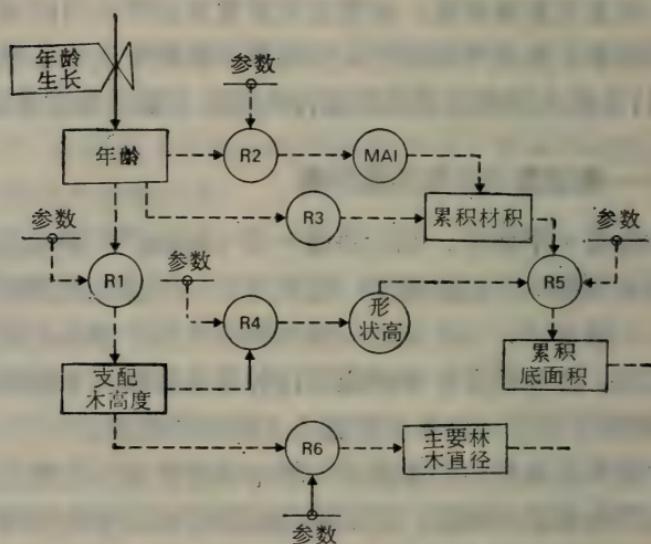


图3.7 简单收获表的关系图解

决于所给参数的复杂关系来计算平均年生长以及支配木高度。累积材积的状态变量通过从年龄及平均年生长进一步的

关系而得出，而形状高及主要林木直径皆同样从支配木高度得出。最后，累积基面积则从尚有另一组关联累积材积和形状高的参数得出。

应该强调表 3.9 只构成一张收获表所要求的整个模型的一部份。对大多数场合，林学家该需要包括涉及相继疏伐后留下的树数和区别树的林木现存量，以及在林分生命中各个阶级作为疏伐所移除的量之间的关系。然而，要注意到，即

表 3.9 美国西川云杉收获表的 BASIC 程序

LIST

```
10 REM SHORT YIELD TABLE FOR SITKA SPRUCE
20 FOR A = 20 TO 80 STEP 5
30 LET H = ((5.6580760E - 14*A - 2.3814098E - 11)*A
           + 3.7952208E - 9)*A
31 LET H = (((H - 2.9563399E - 7)*A + 1.3048857E - 5)*A
           - 4.7671981E - 4)*A
32 LET H = ((H + 1.5601327E - 2)*A + 1.9162451E - 1)*A
           + 9.8037440E - 2
40 LET M = ((-4.9693779E - 13*A + 2.0023260E - 10)*A
           - 3.4496064E - 8)*A
41 LET M = (((M + 3.2853312E - 6)*A - 1.8590905E - 4)*A
           + 6.2650400E - 3)*A
42 LET M = ((M - 1.2572190E - 1)*A + 1.8334816)*A
           - 1.1562462E + 1
50 LET V = M*A
60 LET F = -0.600441 + 0.468491*H - 0.003619*H*H
70 LET G = V/F
80 LET D = 1.673873 + 0.087942*H - 0.000719*H*H
81 LET D = EXP(D)
90 PRINT A, INT(H*10 + 0.5)/10, INT(G*10 + 0.5)/10, INT
     (V + 0.5), INT(D*10 + 0.5) 0
100 NEXT A
110 STOP
120 END
READY
```

RUN

20	7.7	26.8	75	10.1
25	10.2	38	144	12.1
30	12.7	47.9	228	14.5
35	15.1	56.6	320	17.1
40	17.4	64.1	413	19.8
45	19.4	70.5	503	22.4
50	21.2	76	585	24.9
55	22.7	80.5	657	27.1
60	23.9	84.3	720	29
65	25	87.5	774	30.6
70	25.9	90.3	821	32.1
75	26.7	92.7	864	33.4
80	27.3	94.8	901	34.5

READY

使在这种极简单的收获表中，就有六种函数关系和五组参数。而且，虽然模型是非一线性的，它并不具有任何反馈迴路，至少在这一简单形式之中。

对于这类的一种模型关系是怎样给决定的呢？推导的传统方法是通过从永久性取样小区，在一定间隔所作测量的观察数据拟合各种曲线，应用正交多项式的统计技术，强制通过少数理论上的“固定”点。在某些情况，没有一条曲线可被拟合，即使用避免在这类函数中所固有的曲折所必需的高阶多项式，而应用伪-样条曲线。然而，所要强调之点是，这种独立地拟合很多各别关系的方法，并不一定导致一致的和协调的关系，而模型的目的是检验这种内在的一致性。关于这些关系对函数的形状中和参数的估计量的微小变化的敏感性也有着某些重要的问题，而这些问题当我们讨论动态模型作为一类模型的相对优缺点时将要更详细的加以讨论。

这类的林分收获模型被广泛应用为森林研究和管理的工具。通过一简短的表格表示树木种群的增长的想法，是森林

学家很久以来认为是不成问题的事情，虽然，在相近学科中，描述生物种群发展的类似方法被认为还是一种新事物。Hamilton 及 Christie^[31] 描述了类似(但比较更复杂)图 3.7 及表 3.9 的收获模型对生产预测，评估供选择的处理、林分的材价和收获量的控制的应用。这些模型一般比根据个体树木的增长模型更易编制和应用。后者，在目前，预测单位面积的收获量比较不太可靠。

看过了动态模型的某些简单例子，现在我们可以讨论这类数学模型的相对优缺点。显然，对很多生态学家这些模型具有一种直觉的吸引力，特别如果他们也具有某种比较好的数学基础。模型的构成公式考虑到更多地不受约束和假设的限制，同时考虑到引入生态系统的明显特征、非线性和反馈。生态学家当他理解系统的特性时就能加以反映和模拟，而由于参数和驱动变量的变化，对系统特性获得了某些有用的洞察。作出大量精确但小型计算的电子计算机的力量，也使得生态学家通过准确性较小，但比较容易的差分方程的方法取代积分的分析技术。此外，甚至在参数值未知的场合，存在着比较简单的技术而由序贯估计量对这些参数提供近似值，或甚至从列表的函数应用插值。在特别有利的情况下，这甚至有可能检验关于参数或函数的各种假设。

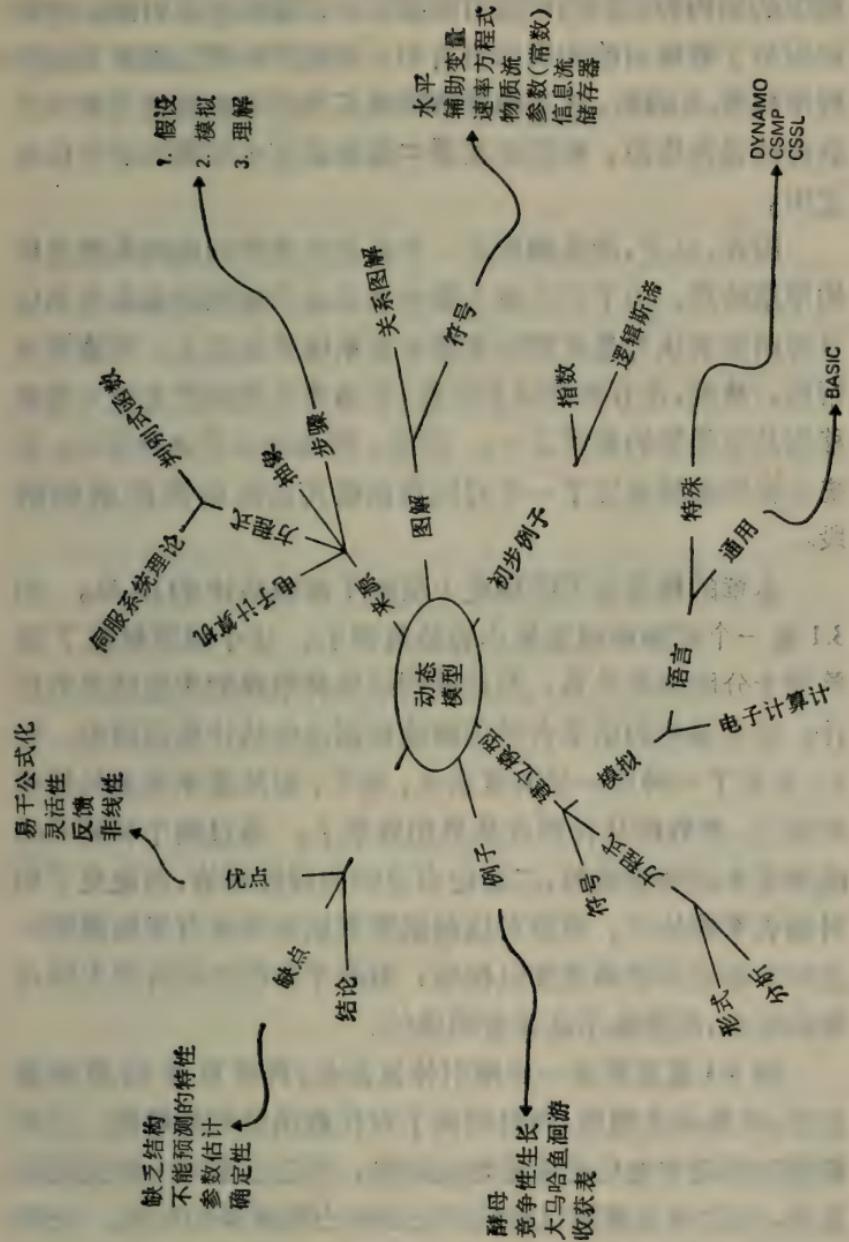
模型缺乏一种形式结构和免除约束，也可能是缺点。但，即使十分简单的动态模型的特性也可能极难预测。它只要求一个非线性和两个反馈迴路而产生一个模型系统，其特性差不多肯定会是反直觉的。结果，极端容易构成模型，其特性即使在输入变量的实际限制之内，也是不稳定的或与真实性不相一致。甚至更困难的，这种系统行动方式的决定常常会要求广泛和复杂的实验。例如，几乎始终必须检验涉及二个或多个输入变量变化的相互作用的模型特性极少，如有的话，每

次以一个变量就足以检验对变化的反应了。

预测动态模型特性的无能为力，严重地限制了它们在进一步理论发展中的价值。如我们将会看到，某一些其它类型的模型，表现出比较能够预测，因此，换以更明确制定的假设，模型对变化的反应可比较容易地加以推断。无可否认，在建立数学模型中，大部份的困难于是集中在对模型的应用所必须的基本假设的检验，但这种检验比搜索动态模型的复杂行动方式和不连续性，通常会比较容易，而在数学上则更精密。

然而，动态模型最重要的缺点，是不可能可靠的估计基本参数数值，特别是在很多这些参数需要加以估计的场合。虽然，如我已经指出，有着通过逐次逼近得出参数估计量的方法。这种方法，即使是在电子计算机上，通常是费时而又是冗长乏味的。此外，对于比较简单的模型，不都可能得出一个收敛的估计量，而很多其它类型的数学模型，已经过特殊设计来简化基本参数的估计，甚至明显地失去“真实性”。缺点常常是相关性、变量和参数的数量的繁多，而这些通常是动态模型的特点，因为希望尽可能接近模拟真实性，否则就得不到赞赏。对于科学家来说，始终必须向着模型的简单化而努力，因此，本质和相关性复杂化并不是多余的，但这种简化不易和动态模型的灵活性相平衡。

因为动态模型的性质和它们的结构的数学基础，它们大多趋向于确定性的解。无可否认，在这种模型中常常可加入随机关系，但有时只在有困难的情况下。因此，这类模型通常并不反映生态学及生物学系统所固有的变异性。如以后会争辩的那样，能模造生态系统的变异性以及它们的平均趋势是特别重要的——事实上这种系统的稳定性可能取决于这种变异性。



最后，虽然动态模型通常是高度地依靠应用电子计算机，模型的编构和它们的研制可能要求极大的计算时间，特别如应用了特殊目的的模拟语言和大型电子计算机设备及编译程序构型。因此，这类模型常常是花钱的和极需要可能难以获得的设备资源，特别在发展中国家或在小规模的研究机构之中。

因此，总之，动态模型在一个复杂生态学问题的系统分析的早期阶段，由于把注意力集中到系统所根据的基本关系以及对研究者认为是关键的变量和亚系统作出定义，可能很有帮助。然而，在分析的以后阶段，它通常会偏向把主要力量转移到其它类型的模型之一。然而，明确地由于这种原因，系统分析明确规定了一个对问题创建其它供选择的解的阶段。

本章的模型在不同程度上反映了参数估计的困难。例 3.1 是一个把困难减至最小的经典例子。这个模型根据了简单和十分明确的关系，而参数则从单种培养的实验结果所估计。混合培养的结果合乎逻辑地根据这些估计量而得出。例 3.2 介绍了一种进一步的复杂化，在于，虽然基本关系仍然明确规定，参数的估计现在是更加复杂了。通过两个种随时间的增长率的经验函数，二固定点之间的线性插值，而避免了相对增长率的估计。模型对这些函数形状的改变有多敏感呢？这种敏感性可明确地加以检验，但两个种的形状有着无限可能的结合，而检验不是完全明确的。

例 3.3 甚至更进一步地引伸复杂化，有着更多的参数要估计，关系不太简单，同时增高了对任意函数的依赖性。这种模型对假设中变化的敏感性的检验，现在已成为一种主要的急务，较之建立模型过程的其它部份占据更多的时间。在例 3.4 中完全是经验主义的水平的。这一模型整个取决于一系

列任意函数，无可否认地是从根据确实数据各种曲线-拟合的方法而得出，但模型现在被完全化简成一种检验各种合并关系内部一致性的一种方法。

(王献溥 陈灵芝 译，郎所校)

第四章 矩阵模型

在前一章所描述的动态模型类群中，我们仔细研究了一种建立生态系统的可能方法。这种模型对研究者几乎提供了完全的自由，来表达他认为在系统的描述中，对理解他认识到的那些变量和整体之间基本关系所必要的那些成份。模型通常力求“真实”——在数学和物理、化学或生物学过程之间可认识到的相似性——有时是靠牺牲数学上的精致性或方便而达到的。对真实性所付的代价，常常必须放大整体来阐明在系统的特性中较小的变异，不然就难以导出模型参数的无偏或有效估计量。矩阵模型代表着一类，为了得到公式的某种数学性质的优点，而在某种程度上牺牲真实性的模型。纯数学的演绎逻辑，如此，使得模型的建立者无须进行化费时间的实验，就可对模型审查他假设的后果，虽然对于某些计算仍然可能需要电子计算机。

矩阵一词是数学家用来描述一种数字的矩形阵列，而矩阵

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 3 & -6 \\ 2 & 4 & 8 & 16 \\ 1 & 3 & 2 & -5 \end{bmatrix}$$

是一个三行四列的矩阵，或 3×4 矩阵。在矩阵中 12 个数目的每一个称做一个矩阵的元（素），而如矩阵作为一整体为 \mathbf{A} ，则元 a_{ij} 是 \mathbf{A} 的第 i 行及第 j 列的元。如此，用符号表示，上述矩阵是：

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & a_{14} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & a_{24} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} & a_{34} \end{bmatrix}$$

注意习惯上都用一个大写的黑体字表示一个矩阵，而用相当的有下标的小写字来表示该矩阵的任一元(素)。矩阵的某些特殊种类常常在这些数目阵列的数学处理中出现，而称做矩阵代数或线性代数。例如，一个具有等数行列的矩阵是一个方阵，而方阵的三种形式则给以特殊的名称。

$$\mathbf{I} = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{O} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{A} = \begin{bmatrix} 3 & -1 & -2 \\ -2 & 5 \end{bmatrix}$$

\mathbf{I} 是一单位矩阵， \mathbf{O} 是零矩阵，而 \mathbf{A} 是对称矩阵。首行首列的元，次行次列的元等等支配矩阵，而被称为矩阵的主对角线。在单位，或等位矩阵中，主对角线由 \mathbf{I} 的组成而所有其它的元为零。在对称矩阵中主对角线的元可取任何数值，但对角线外的元是相关的，这样以致于 $a_{ij} = a_{ji}$ 。

最后，只有一行或一列的矩阵：

$$\mathbf{a} = [1 \quad 3 \quad 2] \quad \text{或} \quad \mathbf{b} = \begin{bmatrix} 2 \\ 4 \\ 6 \end{bmatrix}$$

相应被称为行及列向量。习惯上，它们用小写的黑体字表示。只有一个元的矩阵

$$\mathbf{D} = [3]$$

被称为一标量。

用矩阵表达数字阵列的优点，在于这些阵列可以用处理普通数目，或标量相类似的方法来处理。例如，两个矩阵的加或减，相当于矩阵的每一相当的元的加或减。矩阵的乘除比较复杂，但仍保持着明确的数学运算。矩阵代数是现代数学最重要的发展之一，而建议有意应用系统分析的生态学家能读一或几本可得的入门教科书，例如，看看 Searle^[71]、Anton^[2]

及 Rorres 和 Anton^[66] 的著作, 以熟悉一下这门数学分支的概念及运算。方阵有一个重要的性质是, 对于任一方阵, 具有满足以上方程式的本征值和本征向量:

$$\mathbf{A}\mathbf{v} = \lambda\mathbf{v}$$

这里 \mathbf{A} 是一个方阵, \mathbf{v} 是一列向量而 λ 是一标量。一般, 如 \mathbf{A} 是一 $n \times n$ 矩阵, 于是就可算出 λ 的 n 值, 虽然某些本征值可能重复, 负的或虚的。对于每一本征值 λ , 有一关联的本征向量 \mathbf{v} , 而在本章末我们会看到, 在总结原始矩阵的某些特性时, 这些特征是有价值的。对于本征值及本征向量的计算有各种方法, 当我们以后讨论矩阵模型的例题时, 我们会碰到其中的某些方法。

矩阵模型最早的形式之一是由 Lewis^[50] 及 Leslie^[49] 所发展, 而作为一种确定性模型, 从目前已知的年龄结构及假定的生存率及生育率, 来预测雌性动物种群的未来年龄结构。这个种群首先被分成 $n + 1$ (即 $0, 1, 2, 3, \dots, n$) 相等的年龄组, 因此可能最老的年龄组, 或所有生存的动物死去的年龄组, 是 n 。于是这个模型由下列矩阵方程式表示:

$$\begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & \cdots & f_{n-1} & f_n \\ p_0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_2 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & p_{n-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_{t,0} \\ n_{t,1} \\ n_{t,2} \\ n_{t,3} \\ \vdots \\ n_{t,n} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_{t+1,0} \\ n_{t+1,1} \\ n_{t+1,2} \\ n_{t+1,3} \\ \vdots \\ n_{t+1,n} \end{bmatrix}$$

在这一方程式中, 在时间 $t + 1$ 各个年龄组中的动物数, 通过在时间 t 这些年龄组中的动物数乘以表示每一年龄组恰当的生育率及生存率的矩阵而得出。 f_i ($i = 0, 1, 2, \dots, n$) 代表在第 i 年龄组中雌体的生殖数, 而 p_i ($i = 0, 1, 2, \dots,$

$n - 1$) 代表在第 i 年龄组中一雌体将在第 $(i + 1)$ 年龄组中活着的概率。

也许不太清楚的是这一模型的特性可借矩阵方程式中矩阵 \mathbf{A} 的形式分析而预测：

$$\mathbf{A} \mathbf{a}_t = \mathbf{a}_{t+1}$$

这里 \mathbf{a}_t 是代表在时间 t 种群年龄结构的列向量，而 \mathbf{a}_{t+1} 是代表在时间 $t + 1$ 年龄结构的列向量。第一，通过方程式的一次简单的扩展，我们能借重复相乘预测在时间 k 时期后在各年龄组中的动物数，因此

$$\mathbf{a}_{t+k} = \mathbf{A}^k \mathbf{a}_t$$

第二，由于矩阵是有 $n + 1$ 行和列的方阵，有着 $n + 1$ 可能的本征值及本征向量。 \mathbf{A} 的元或正或零，因 f_i 和 p_i 都不能取负值，而在这种情况下我们可以指出，最大的本征值和相当的本征向量是有生态学意义的。

一个简单的例子该有助于指出本征值及本征向量的意义，而 Williamson^[97] 所给的一个例子是用来作为开始的最简单的模型之一。他给出模型：

$$\begin{bmatrix} 0 & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_{t+1,0} \\ n_{t+1,1} \\ n_{t+1,2} \end{bmatrix}$$

这一模型用一个由列向量表示的老雌体的起始种群开始，在一段时期之后，就有了 12 个幼雌体，即

$$\begin{bmatrix} 0 & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}$$

模型的重复应用给出以下预测，在其中最后的种群只乘以生育率及生存率。

$$\begin{bmatrix} 0 & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 4 \\ 0 \end{bmatrix}$$

$$\begin{bmatrix} 0 & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0 \\ 4 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 36 \\ 0 \\ 2 \end{bmatrix}$$

$$\begin{bmatrix} 0 & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 36 \\ 0 \\ 2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 24 \\ 12 \\ 0 \end{bmatrix} \text{ 等等}$$

每一老动物在死前平均产生 12 只雌体；每一中年动物以同等的概率或在死亡或变成一个老年时期之前平均产生 9 只幼体。幼年的动物不产生幼体而具有达到中年组的 $\frac{1}{3}$ 的概率。对每一年龄组所预测的动物数对首 20 次时间阶段以对数尺度绘于图 4.1。在开始的某些不稳定性之后，所预测的数目作指数增长，而幼年、中年及老年动物组的数目彼此保持一恒定的比例。

一个矩阵的最大本征值及本征向量可用较简单的逐次近似法加以计算。最大本征值给出种群数量以之增长的速率，而在我们的事例中这一本征值是 2，指示，当每一时期，种群数量加倍。更概括地说，如果最大本征值是 λ ，则

$$\mathbf{A}\mathbf{v} = \lambda\mathbf{v}$$

这里 \mathbf{v} 是稳定的种群结构，以比例而非以实际数目来测量。如

果种群数量的对数相对时间而作图，曲线的斜率在已达到稳定种群结构之后相当于 $\ln \lambda$ 即内禀的自然增长率。通过以下方程式最大的本征值，最大的本征值同时也可用以估计可从种群移除的个体数，而使它回到它开始的种群数量。

$$H = 100 \left(\frac{\lambda - 1}{\lambda} \right)$$

这里 H 以整个种群的百分数表示。

同样，最大的本征向量指示种群的稳定结构。在我们的例中，这一向量是：

$$\begin{bmatrix} 24 \\ 4 \\ 1 \end{bmatrix}$$

而示出幼年、中年及老年动物在稳定种群中的比例。

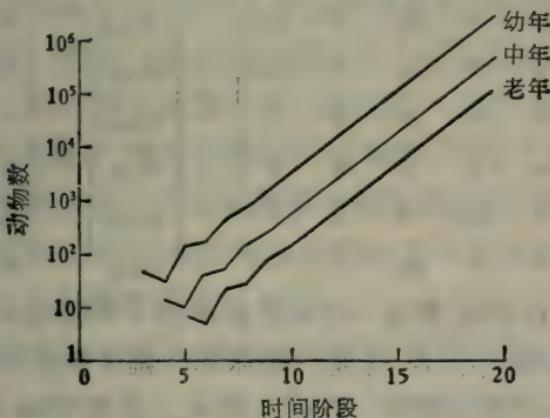


图 4.1 预测的幼年、中年及老年群体数

这个例子说明了应用数学模型的一比较限制的公式的基本原因，在于相对简单的计算指示出模型的某些重要的性质。我们的例子也遭受到像种群增长的确定性指数模型的同样的缺点，在于它假设种群数量会继续增加。然而，通过使矩阵的所有元成为种群数量的某种性质的函数从而一个比较真实性

的模型就能够容易地作出公式。在本章以后我们将看到这种修正的例子。

捕食者-食饵系统，有时显示明显的振荡，也可用矩阵模型来完成，通过一相关种群数量及生存率的较简单的技术操作。季节的、随机的环境变化和时滞的影响，同样也可加以合并，虽然模型在公式上必须成为愈加复杂。

上面我们所概括的基本矩阵模型有着很多发展。所有的这些发展代表着对矩阵的各元加以改变或增加，而其中最简单的种类之一，就是对收获种群不同部分影响的研究。例如，Lelkovitch^[48] 对收获模型的数学予以有用的介绍，这从他的原始的迁入模型所导出。同样，这种模型可轻而易举的扩充到包括两性个体，而 Williamson^[96] 给出分成三个年龄组的一类种群的简单事例。

$$\begin{bmatrix} 0 & f_{m0} & 0 & f_{m1} & 0 & f_{m2} \\ 0 & f_{f0} & 0 & f_{f1} & 0 & f_{f2} \\ p_{m0} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_{f0} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_{mf} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & p_{f1} & 0 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_{t,m0} \\ n_{t,f0} \\ n_{t,m1} \\ n_{t,f1} \\ n_{t,m2} \\ n_{t,f2} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_{t+1,m0} \\ n_{t+1,f0} \\ n_{t+1,m1} \\ n_{t+1,f1} \\ n_{t+1,m2} \\ n_{t+1,f2} \end{bmatrix}$$

这里 f_{mi} 及 f_{fi} 相应是当一时间阶段中第 i 年龄组中一雌体所产生的雌雄数， p_{mi} 及 p_{fi} 是一雌体和一雄体相应将从一时期生存到下一时期的概率，而 $n_{t,mi}$ 及 $n_{t,fi}$ 是在时间 t 第 i 年龄组中相应的雌体数。

然而，或许矩阵模型最熟知的变更是关于种群内大小结构或离散阶段的研究。例如，Usher^[78,79,80,81] 曾应用这种模型来研究森林的管理及采伐，这里树木同时据大小及年龄分组。相反，Lefkovitch^[46,47,48] 曾对贮粮害虫应用矩阵模型，这里昆虫的种群结构则按昆虫生活史的发育阶段规定。

动态过程，例如在生态系统中营养物的循环及能量的流动，也可应用矩阵建立模型，开发利用生态系统的自然分隔成为种的组成或成为它的营养水平。从生态系统中的耗失被假定是输入和从任一分隔小室中输出和贮入的总和之间的差异。最后，当我们在随机模型一章中讨论马柯夫模型时，我们将要探讨矩阵模型概念的扩展。马柯夫模型以每一列中各元之和为 1 的这一事实而与之区别。

例 4.1——蓝鲸的生存率及生育率

我们的矩阵模型实际应用的第一个例子和 Leslie 的基本模型相类似，是 Usher^[82] 从在 1930 年蓝鲸 (*Balaenoptera musculus*) 在其实际绝灭和生存率剧烈变化之前^[45,92]，为 Laws^[45] 及 Ehrenfeld^[18] 提供的数据所描述。

蓝鲸的雌体约在 4—7 岁之间达到成熟，而它们有一近一年的妊娠期。产出一头幼鲸并哺乳 7 个月，当这段时间雌鲸不再怀孕。这个种的迁徙习性，意味着一头雌鲸每两年生产不超过一头幼鲸。雌雄的数目接近相等，而这个比率并不随年龄有很大的变动。一头蓝鲸所达到的最高年龄假定是 40 年左右。在无开发利用捕猎，在生活中的前十年中的每一年，生存率经估计为种群的百分之 87。

如假定为二年时期，蓝鲸的 Leslie 矩阵如下：

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0.19 & 0.44 & 0.50 & 0.50 & 0.45 \\ 0.77 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.77 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.77 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.77 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.77 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.77 & 0.78 \end{bmatrix}$$

像前面一样，第一行向量表示在两年时期中每一雌体所产雌性子代的平均数目，最高生育率出现在8—9年及10—11年年龄组。在12年及更老的年龄组中生育率则略下降每雌平均达0.45。自然死亡率当寿命的前10年在每一、二年时期假定为种群的13%。在12年及较老年龄组蓝鲸的生存率假定是百分之80。

这一矩阵的最高本征值及本征向量同样通过迭代法加以计算如：

$$\lambda(\text{一年}) = \sqrt{1.0072} = 1.0036$$

$$\mathbf{a} = [1000, 764, 584, 447, 341, 261, 885]'$$

这一本征值指示种群是能够增长的，而本征值的自然对数是内禀增长率的一个估计量：

$$r = \ln \lambda = \ln 1.0036 = 0.0036$$

同样，从这个种群所能捕获的收获量可估计如下：

$$\mathbf{H} = 100 \left(\frac{\lambda - 1}{\lambda} \right) \text{百分率} = 100 \left(\frac{1.0072 - 1}{1.0072} \right)$$

= 每两年 0.71% 或每年接近 0.35%。

本征值接近1，因此，内禀增长率，种群每年可捕获的比例是小的。如果超过了这一捕获率，种就会不可避免的衰退，除非体内平衡机制能够改变生存及生育的参数^[62]。

Usher^[84] 曾经研究过矩阵的生存率及生育率中微小变化的影响。他指出在所有的生存率中减少0.115，从0.87到0.755，结果本征值就从1.0072减小到1.000。同样，生育率一般减小48.6% 就造成本征值从1.0072减小到1.000。一般，如扰动矩阵的本征值是 $\lambda + \delta\lambda$ 而如 δA 的最高元绝对值不超过 ϵ ，则

$$|\delta\lambda| < n\epsilon / (\mathbf{y}' \mathbf{x})$$

关于 \mathbf{A} 的一个误差对 λ 的影响给出极限，这里 \mathbf{x} 及 \mathbf{y} 相应是

A的正规化的本征向量及其转置。这个式子常常给出的极限极宽，特别是在本例中，当矩阵的很多元是零。然而，合并扰动的最大影响是一种有用的性质，同时进一步例举出对模型的公式接受约束的优点。

例 4.2——红鹿的种群结构

作为对种群的两性一个矩阵模型应用的例子，我们将综述建立红鹿种群动态模型的各种企图。红鹿 (*Cervus elaphus*) 是一种当大西洋时期到达不列颠的一种动物，作为我们最大形的野生有蹄类，而在普通生态学中曾起过重大的作用。原先，这些动物的种群是由各种食肉动物，包括人类，所控制的。由于人类对不列颠的土地施加了增长的控制，所有的这些食肉者，或受到控制或杀灭，是和农业、林业以及人类本身的安全是不相容的。覆盖在苏格兰大部分的森林地逐渐被破坏，大为改变了对动物可利用的生境，而更多地使它们与牧场上的牛羊相竞争。当十九世纪时，地主们以他们本身或乡邻们的农林业为代价保持了巨大的鹿群供猎鹿之用。在高地上农林业兴趣的增长和猎鹿兴趣的减小，今天对红鹿种群的控制已大加强调。

Lowe^[51] 从 1957 开始对鲁姆 (Rhum) 岛上的红鹿种群动态曾加以研究。当他开始他的研究时，他对岛上红鹿的种群结构的估计量小结于表 4.1。对这类动物已建立了一张生命表，对它们的开发利用是极为轻微的，而估计每年约 40 头牡鹿及 40 头雌鹿，因此在这些日子里种群可认为是开发利用不足的，数量的调节作用大部分是由于自然死亡率。在寿命的第一年之后在 8 岁及 9 岁的动物中，对雌鹿及牡鹿自然死亡率增长到最高点。在 2—6 岁组中雌鹿及牡鹿之间死亡率也有着显著的差异，牡鹿的死亡率仅约百分之一，而雌鹿的

死亡率则在百分之 10 到 20 之间。

Usher^[83] 应用 Lowe 对繁殖种群的比例的数据，以及对年龄组取加权平均，曾估计了雌雄子代生产的年龄特属出生率。据假设红鹿每年仅产一仔。

表 4.1 1957 鲁姆岛红鹿的种群结构，据 Lowe^[91]

	动物数		生存率	
	牡 鹿	雌 鹿	牡 鹿	雌 鹿
1	107.0	129.4	0.718	0.863
2	74.9	113.5	0.990	0.902
3	79.4	113.1	0.990	0.882
4	70.1	81.4	0.990	0.879
5	85.9	78.2	0.990	0.862
6	78.4	59.3	0.991	0.840
7	79.2	64.6	0.734	0.808
8	59.1	55.1	0.496	0.507
9	29.5	25.0	0.370	0.326
10	11.3	8.7	0.848	0.864
11	9.3	8.3	0.821	0.824
12	8.7	6.7	0.781	0.810
13	3.5	2.0	0.720	0.735
14	5.7	1.1	0.611	0.680
15	1.5	4.2	0.364	0.529
16	0.7	2.2	0.000	0.000
17	0.3	0		

红鹿种群两性的矩阵示于表 4.2。矩阵必须大，有 32 行及列。最大本征值如下：

$$\lambda = 1.1636$$

相当的本征向量，代表红鹿一稳定种群的年龄结构，而被构成因此有 1000 头一年生的牡鹿，小结于表 4.3。由于

$$H = 100 \left(\frac{\lambda - 1}{\lambda} \right) \% = 100 \left(\frac{1.1636 - 1}{1.1636} \right) \% = 14.1 \%$$

表 4.2 红鹿种群两性的矩阵

模型指示从一实际上未开发利用的种群中每年可捕猎 14.1%，假定从每一年龄组中捕猎相等的百分率。然而，这个模型可同等良好地用以决定其它供选择的捕猎策略，如开发利用集中在某些年龄组。

表 4.3 红鹿矩阵的本征向量

年 龄 (年)	牡 鹿	雌 鹿
1	1000	1239
2	617	919
3	525	712
4	447	540
5	380	408
6	323	302
7	275	218
8	174	151
9	74	66
10	24	18
11	17	14
12	12	10
13	8	7
14	5	4
15	3	2
16	1	1

Beddington^[5] 在苏格兰曾研究了红鹿的开发利用作为一可简单更新的资源，而同时作为它影响着种群的动态。他发现矩阵 **A** 的元需要被认为是种群密度以及各种环境变量的函数。除了气候变异之外，每一年龄组的生存及生育率皆与种群密度的增长作负相关。因此，他认为红鹿的矩阵模型形式须是：

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{M}_{(N_t)} \mathbf{n}_t$$

这里矩阵 **M** 的下标指示它的元是 N_t 的函数定义：

$$N_t = \sum_i n_i$$

在无开发利用时，有一平衡种群密度 N^* 由下式的解所示：

$$|\mathbf{M}_{(N^*)} - \mathbf{I}| = 0$$

种群过程的广泛的电子计算机模拟也提示邻域稳定性分析可能描述一整体稳定性，而这个，在无开发利用时，该预期种群接近一平衡，同时由于变异而在这一平衡周围的波动会受到阻尼。

通过引入一对角矩阵 \mathbf{D} ，它的元 θ_i 是第 i 年龄组捕猎后生存的概率，Lefkovitch^[48] 方程式的一次扩展是：

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{M}_{(N_t)} \mathbf{D} \mathbf{n}_t$$

如 θ_i 保持恒定同时不太小，则在某种种群水平，种群不能增长，种群将达到由下式所规定的一种平衡

$$|\mathbf{M}_{(N_t)} \mathbf{D} - \mathbf{I}| = 0$$

例 4.3——欧洲赤松的地位级

林木通常按大小而不按它们的年龄分组。Usher^[78] 对选择森林开展了基本的 Leslie 模型，这包含树木不均匀的年龄及大小结构同时在其中没有确定的再生阶段。在这些森林中，林木或保持在同一地位级中或移到次一最大的地位级中，假设时间阶段是足够的短，而保证林木并不上移超过一个地位级。

森林模型的主要困难是基本模型生育率项的类似性。如果我们假定一片森林自然地再生，由于一株林木死亡或采伐所造成的任何空隙，可为自然再生或为周围树木的树冠扩大所利用。因此矩阵的生育率项，不取决于林木种群，而取决于被采伐的林木数。如果在时间 t 在地位级 i 有 n_i 株树，于是在 $t + 1$ ，当我们有一稳定种群结构时，在该组应有 λ_{ni} 株树，而这些树木的 $(\lambda - 1)_{ni}$ 将被采伐以减少种群到 n_i 。因

此在矩阵模型的第一行中要求因子 $(\lambda - 1)$ 以修正再生项。

Usher 的模型是：

$\mathbf{a} =$

$$\begin{bmatrix} a_0 + c_0(\lambda - 1) & c_1(\lambda - 1) & c_2(\lambda - 1) & \cdots & c_{n-1}(\lambda - 1) & c_n(\lambda - a_n) \\ b_0 & a_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & b_1 & a_2 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & a_{n-1} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & b_{n-1} & a_n \end{bmatrix}$$

这里 $a_i (i = 0, 1, \dots, n-1)$ 是一株树将保持在第 i 地位级中的概率； $b_i (i = 0, 1, \dots, n-1)$ 是一株树移上一地位级的概率； $c_i (i = 0, 1, \dots, n)$ 是由于采伐一株树所造成的空隙中再生的地位级 0 中的林木数。 a_n 是一种经营管理决定：它取决于留在最大地位级中的树木数同时常常会是 0。这转而影响再生项，如 $b_n = 1 - a_n$ 再生项成为 $c_n(\lambda - 1 + b_n)$ ，而如此简化成 $c_n(\lambda - a_n)$ 。

一含有它本身的本征根函数的矩阵，它的主本征值和本征向量的计算要求一个比我们至今所用的迭代法更复杂的方法。Usher^[80,81] 给出一种简单而合理快速的解法，并指出模型只有一个本征值大于 1 和一个关联本征矢量其元皆非负。因此，对于森林只有一种大小结构是有生物学意义的而使森林的生产最高。

Usher^[78] 也给出了这一模型对一片欧洲赤松林应用的一个例子，根据从森林以及从各种大小的树木所占地表面积的计算所得出的数据^[37]。导出的基本矩阵如下：

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0.72 & 0 & 0 & 3.6(\lambda - 1) & 5.1(\lambda - 1) & 7.5\lambda \\ 0.28 & 0.69 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.31 & 0.75 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.25 & 0.77 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.23 & 0.63 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.37 & 0 \end{bmatrix}$$

这一矩阵的本征值及本征向量计算如下

$$\lambda = 1.204266$$

$$\mathbf{a} = [1000, 544, 372, 214, 86, 26]'$$

矩阵假定 6 年的时间阶段，而如此

$$\mathbf{H} = 100 \left(\frac{1.204266 - 1}{1.204266} \right) \% = 16.96\%$$

在每 6 年时期可进行接近 17% 树木的采伐。

Usher^[84] 曾扩展了这一特定的模型从 6 到 8 个地位级并曾用了这个模型去研究采伐的策略，而特别是对一株树应允许生长的最大的量。他的暂定结论是短期的轮伐比长期的轮伐产生较小的年生长。

例 4.4——在一3个分格(分隔小室)的生态系统中磷的循环

在关于矩阵模型的本章中这一最后的例子，我们将讨论应用这种模型对生态系统中能量流及营养循环的模拟。这些显然是生态系统的动态过程，而必须对我们的基本矩阵作某些修正，而表示进入生态系统中的能量或营养物的输入，以及在生态系统内能量或营养物的转移。假定某些任意的生态系统的分格(分隔小室)分成系统的种或营养水平，或分成这些种的功能部分，这也明显是便利的。最后，我们并不需要在我们的模型中说明从生态系统中的耗失；我们可以假定这些耗失是储藏在特定分格(分隔小室)内，输出的和输入之间的

差异。

Usher^[78] 及 Goodman^[28] 都说明过基本 Leslie 矩阵, 可认为是两个矩阵之和的事实:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & \cdots & f_n \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ p_0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & p_1 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \end{bmatrix}$$

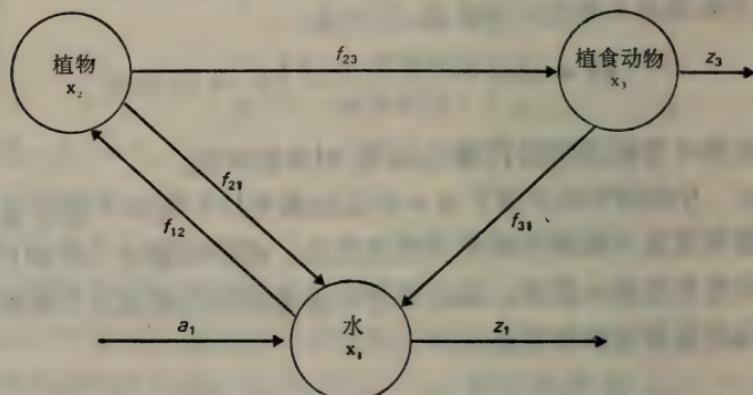


图 4.2 在一 3 个分格(分隔小室)生态系统中磷循环的图示

$$\text{或 } \mathbf{A} = \mathbf{F} + \mathbf{P}$$

这里矩阵 \mathbf{F} 表示新成员对种群的输入, 而矩阵 \mathbf{P} 表示种群的年龄组之间成员的变换。在我们的动态过程的表示方法中, 我们可以利用基本矩阵的分割。

Smith^[73] 创建了一个在一三个分格(分隔小室)中磷流动的模型, 而这一系统的图解示于图 4.2。这个模型由 5 个参数范畴所定义:

z_i = 在任何特定时间在第 i 分格(分隔小室)中的含磷量;

a_i = 磷流入第 i 分格(分隔小室)的速率;

z_i = 磷从第 i 分格(分隔小室)的流出率;

f_{ij} = 从第 i 到第 j 分格(分隔小室)磷的流动率;

f_{ii} = 当一时间阶段储藏在第 i 分格(分隔小室)的磷的比例。

矩阵模型是:

$$\begin{bmatrix} f_{11} + a_1/x_{t,1} & f_{21} & f_{31} \\ f_{12} & f_{22} + a_2 + x_{t,2} & f_{32} \\ f_{13} & f_{23} & f_{33} + a_3/x_{t,3} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_{t,1} \\ x_{t,2} \\ x_{t,3} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} x_{t+1,1} \\ x_{t+1,2} \\ x_{t+1,3} \end{bmatrix}$$

这里两个向量指示在时间 t 及 $t+1$ 在第 i 分格(分隔小室)中能量或营养物的量。不在主对角线上的矩阵的元给出第 i 及第 j 分格(分隔小室)之间的变换。主对角线的各元从两个来源构成: 不在分格(分隔小室)之间传递的能量或营养物和已在该分格(分隔小室)中的能量或营养物的量无关而进入第 i 分格(分隔小室)中的输入, 因此以 $a_i/x_{t,1}$ 表示。

表 4.4 磷循环模型的参数

参 数	函 数
x_1	9.5
x_2	1.4
x_3	9.0
f_{12}	$0.10417x_1x_2$
f_{21}	$0.05208x_2$
f_{23}	$0.10417x_2x_3$
f_{31}	$0.5208x_3$
z_1	$0.02083x_1$
z_3	$0.01042x_3^2$
f_{11}	$(1 - 0.02083 - 0.10417x_2)x_1$
f_{22}	$(1 - 0.5208 - 0.10417x_3)x_2$
f_{33}	$(1 - 0.05208 - 0.01042x_3)x_3$

Usher^[82] 从 Smith^[73] 所发表的原始数据，推导出这一模型的参数，转化成一四分之一小时的时间阶段，而这些参数示于表 4.4。流动率通过除以在第 i 分格（分隔小室）中确当的营养物总量而转换成营养物每单位的流量，即除以 x_i 。于是基本矩阵成为：

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0.94298 & 0.05208 & 0.05208 \\ 0.14584 & 0.01042 & 0 \\ 0 & 0.93753 & 0.85417 \end{bmatrix}$$

这一矩阵的最大本征值是 1，具有一关联本征向量 [9.5, 1.4, 9.0]。换言之，分析证实了生态系统是一个稳定系统，而在磷的总量上无增加。

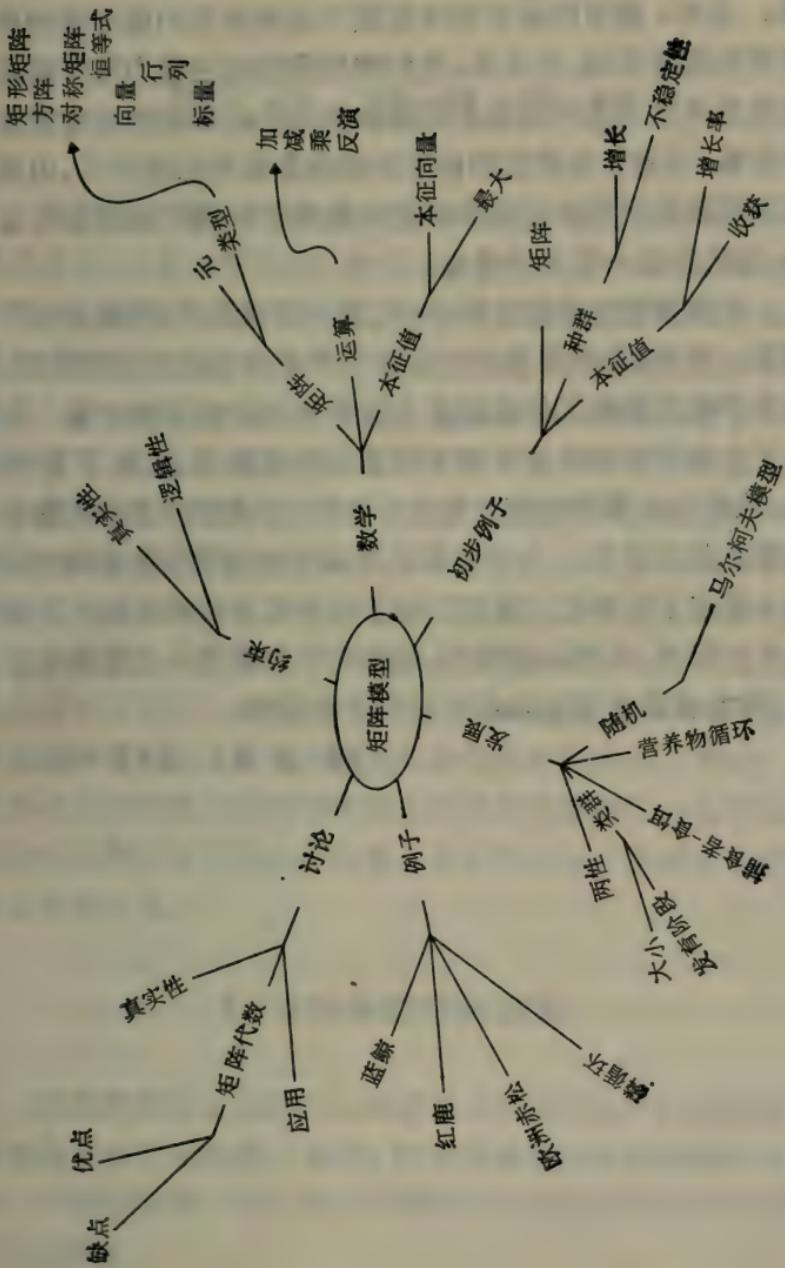
或许应该强调，能量或营养物流动的矩阵模型，可能偶尔导致在最大本征值及本征向量计算中的问题，特别当矩阵的各元成为负时。通常这些困难可通过小心选择矩阵运算所用的时间阶段。Usher^[82] 给出某些其它的例子。

在关于矩阵模型的本章中，我们探讨了一类为了要获得数学公式的便利，而部分地牺牲模型的“真实性”的模型。同一公式也在模型可能应用的方式上强加约束，但这些约束则为计算便利和较易确定基本参数值而抵消。

矩阵，或线性代数是现代数学最有力的运算工具之一。基本上，它有四种优点：

- (1) 它非常简洁地总结出表达式和方程式。
- (2) 它便于这些表达式的记忆。
- (3) 它对复杂的问题大为简化了求解的步骤。
- (4) 高水平的电子计算机语言对矩阵计算的处理具有方便的指令。

虽然矩阵计算有时较繁，特别在矩阵转换以及在本征值及本征向量的计算上，而常常会要求应用电子计算机，这些计



算通常比编制动态模型中所涉及的那些程序的困难要小得多。其次，模型的基本矩阵性质可使得模型的建立者利用纯数学的演绎逻辑。在本章，我们曾把我们的注意力限于最大本征值及本征向量作为基本矩阵的表达式。其余的本征值及本征向量，可用作为模型的稳定性或振荡趋势的表达式，但因为计算矩阵的所有本征值和本征向量电子计算机程序相对复杂性，而已从这一引论中略去。

矩阵模型在系统分析中，代表一类重要的，但被忽略了的模型。至今，这类模型在生态学科学中尚相对的未经利用，而只有少数的研究工作者曾发表过应用这类模型的文章。部分由于生物学家和生态学家不熟悉矩阵代数而忽略了矩阵模型，虽然动态模型的微分及差分方程，对模型建立者的数学能力要求甚至更高。电子计算机可得性的增高，甚至同时问世的小型电子计算机（即现代电子计算机革命的小型化及微型电子计算机）也可编制程序，至少可计算最大本征值及本征向量，可能将造成矩阵公式的更广泛地应用。

（郎 所 译， 陈灵芝 校）

第五章 随机模型

我们至今所讨论的各类模型都是确定性的 *deterministic*。那就是说，从某一开始点，模型反应的结果必然相同，而为加于模型中的数学关系所预测。确定性模型是我们早先在数学课中所学的那类数学的合乎逻辑的发展，特别是所谓的“应用数学”，即应用到物理学的数学。这类模型必然是物理过程的数学模拟，在这类模型的因果之间有一个一对一的对应。

然而，有一种后期发展的数学，它使得各种关系以概率来表示，而所建模型反应的结果是不肯定的。这种与概率相结合的模型被称做随机(*stochastic*)模型，而这种模型在模拟生态系统的变异性和平复性中特别具有价值。概率，自然地可被引入差不多任何一类模型，例如第三章的动态模型中，而特别在这类模型对基本参数中变异的稳定性的研究中。然而，在本章我们的注意力将限于那些主要是随机的模型。由于统计理论的发展已有了悠久的历史，我们将必须在所提类型的数目上有所选择。

1. 有机体的空间格局

随机模型对生态学问题的最简单的应用之一，是绘制生活有机体的空间格局。自然，能够描述空间格局的统计分布有一广泛的范围，而在本书中我们将只讨论这些分布的最简单的型式。

生态学中产生的问题常常须要了解和预测在某些规定的

区域，或某些同等规定单位所见到的机体数，例如一单株植物，一片叶子或一粒种子上。一般，我们不会知道机体的平均密度，而我们因此需要一个数学模型，这个模型将提供我们平均出现数的一个有效的量度，同时这个模型也会提供我们出现的变异性的量度，以及这种变异性的格局。

如果我们暂时不管完全地均匀分布的实际可能性，就是每一取样单位具有完全相同的个体数，而没有变异，我们所能构成的最简单的假设是每一机体有一恒定，但是未知的，出现在单位中的概率，而个体的存在对它们的近邻无影响，或换句话说，个体出现的概率是独立的。无庸进行推导，然而，这可从大多数初级概率论的教科书中找到（即，Weatherburn^[93]）我们可以指出，在这些假设下，每取样单位 $0, 1, 2, 3, \dots, x$ 个体的概率由级数给出

$$e^{-m}, e^{-m} \frac{m}{1!}, e^{-m} \frac{m^2}{2!}, e^{-m} \frac{m^3}{3!}, \dots, e^{-m} \frac{m^x}{x!}$$

这里 e 是自然对数(Naperian)的底。

这一级数在统计学文献中为大家所熟知，称为潘松级数或潘松分布。从这一级数每取样单位个体的平均数是 m ，而个体的方差也是 m 。潘松分布描述机体空间分布精确性的检验，（而自然，一个体出现的概率是常数而不为其它个体存在所影响的假设），可通过比较出现的观察频率与根据理论分布所期望的频率，或通过比较观察频率的均数及方差而进行。

如果潘松分布的假设被推翻，于是我们认为有理由对于分布制定某种更迭的假设。当这种阐述可能为我们对机体的了解所指导时，则始终有着无穷的可能假设，而我们对一个确当的数学模型的搜寻，因此，应和问题的生态学相一致，而不和数学的方便相一致。同样，模型应该不必过份精确，也不要求比从任何合理的数据组可能估计出的更多的参数。很多

潘松更迭分布，提供十分独特地偏离随机性的模型，而它们的适合性因此取决于基础的生态学。

如果个体机体彼此离开，特别当个体数增多时，分布的典型特点将是它的规律性和个体的相同间隔，而个体数的方差成为比个体的均数为小。例如，动物的领域行为，将常常产生个体间的比较均匀的间隔，而固着无脊椎动物的散布，在一溪流或湖底的小区域内可能是有规律的。一种这类的规律性分布，可能近似于正二项分布，对这种分布期望的频率分布可以下式的扩展所给出：

$$\text{频率} = \frac{n!}{k!(n-k)!} p^k q^{n-k}$$

这里 n = 取样单位数

p = 在为一个体所占的取样单位中任一点的概率

$q = 1 - p$ 而

k = 一取样单位可能包含的最高可能个体数。

实际上，参数 k , p 及 q 的估计量得自种群的样本。观察的计数与正二项分布的一致性的检验，同样通过应用拟合优度的 χ^2 检验也为观察及期望频率的比较所提供。

在个体的空间分布既非随机也非规律的场合，而每样本单位个体数的方差大于每单位的个体平均数，分布通常称为传染 (contagious) 分布，指示存有个体的集群 (clumps)，或聚块 (patches) 和无个体的不规则间隙。自然，有很多环境因子能促使个体的不均匀分布，同时对某些种类常常具有一种聚集的倾向，甚至没有环境因素的影响而产生群集。结果所造成的分布格局则取决于群的大小，各群之间的距离，各群的空间分布以及群内个体的空间分布。

对于不规则分布曾提出过几种数学模型，而其中，负二项分布或许是最熟知的一种。这种分布由下式的扩展所表示：

$$(q - p)^{-k}$$

这里 $p = \mu/k$

$$q = 1 + p$$

这种分布的参数是算术均数 μ 及指数 k 。这一指数与个体的空间分布相关，而其倒数 $1/k$ 是种群中过剩方差或个体归组的一种量度。³当 $1/k$ 接近零时而 k 趋向无穷大，分布收敛成潘松级数和个体随机出现。然而，如果 $1/k$ 趋向无穷大而 k 趋向于零，分布收敛成对数级数，其性质及应用曾为 Williams^[94] 所描述。

对于拟合负二项分布可得到各种检验，各种检验的效应取决于样本的大小，每样本的个体平均数以及估计 k 的易难，适合方法的选择过于复杂，而超出本书范围之外，曾为 Elliott^[19] 较详细地加以讨论。

负二项分布的缺点在于它能从广泛品种的生物学模型所导出。例如，它可能源自一具有真正传染的模型，意思是，在一取样单位中一个体的存在，增加了另一个体也将出现的机会。同样，可以示出具有恒定的个体出生及死亡率以及一恒定的移入率的种群的增长，就导致种群数量的负二项分布。随机分布的个体群，而在各群中个体数以对数分布，同时种群由几个亚种群构成，每一亚种群以随机分布但具有不同的出现的概率，也遵循负二项分布。

虽然负二项分布可能成功地拟合广泛种类的分布，用任何一组的开始情况对鉴别分布的无能为力，使它只部分地有用——一种模型其适用力是一种缺点的一个例子！由于这个原故曾创建了很多其它的传染分布。例如，Anscombe^[13] 提出 Thomas^[77]、Neyman^[58]、类型 A、Polya^[63] 及离散的对数-正态分布，作为对方差大于均数以及不对称性为正偏的机体分布的更迭分布。

Thomas 与 Neyman 的分布极为类似，但从不同的假设

导出。Neyman 的分布趋向于描述从随机分布群集所源出的机体的散布，对于群集大小的任意限制，则由机体以之散布的距离所决定。Thomas 分布主要是一种双重的潘松分布，一重分布描述群集的数目，而另一重描述在群集中个体的数目。这两类模型皆有描述具有一种以上方式分布的能力，至于负二项分布始终仅有一种方式。

Polya 分布是某种特定生境为亲代机体，同时的和随机的移植所得出。这些亲代机体产生子代的群集，在一个群集中个体的数目则遵循几何分布。离散的对数-正态分布简单地由每一样本单位中机体计数直接转化成对数所得出。

当每样本单位的机体数增加时，或相更迭的，当样本单位数增加时，所有这些分布愈来愈接近统计数学上很多基本概念及检验所根据的正态分布。即使对于十分少数的样本，对正态分布的近似可通过观察计数比较简单的转化而达到，而正确转化的鉴别，可能其本身对机体分布的性质提供了一种适当的指导。同时也应该提一下研究空间分布的更迭方法，已从测定相邻机体间距离而创建。这些方法超出了这一入门教科书的范围，但 Pielou^[61] 及 Greig-Smith^[30] 总结了某些较早的技术。

例 5.1——来自一湖泊样本中泽蛭 *Helobdella* 的数量

表 5.1 示出采自一淡水湖泊 103 个样本中所发现的泽蛭数，而这些样本的频率总结于表 5.2。

所发现机体的总数是 84，因此每样本的平均数可计算如下：

$$\bar{x} = \frac{84}{103} = 0.8155.$$

据假设一个体出现的概率保持恒定和独立，0, 1, 2, 3

表 5.1 来自一淡水湖泊 103 个样本中泽蛭的数量

0	0	1	0	0	1	3	0	0	1
3	2	0	2	2	2	0	0	0	2
0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
1	1	0	0	0	0	6	2	2	0
1	0	2	0	1	0	1	2	1	0
0	1	4	0	0	0	1	0	4	0
2	1	1	1	5	0	0	0	0	0
0	0	0	0	2	1	1	0	0	2
0	0	0	1	0	2	1	0	0	1
0	1	8	0	1	0	0	0	0	0
0	1	0	—	—	—	—	—	—	—

表 5.2 泽蛭观察频率与据潘松分布所期望频率的比较

机 体 数	观 察 频 率	期 望 频 率	相 差
0	58	45.57	-12.43
1	25	37.16	+12.16
2	13	15.15	+2.15
3	2	4.12	+2.12
4	2	0.84	
5	1	0.14	
6	1	0.02	
7	0	0.00	
8	1	0.00	

等机体出现的频率从潘松级数的逐项算出。

$$p(x) = e^{-m} \frac{m^x}{x!}$$

这里 $m = \bar{x}_0$ 。

每取样单位 0 个体的期望频率是：

$$n e^{-m} = 103(0.442418) = 45.57$$

而来自逐项的其余频率如下：

$$n e^{-m} m = 103(0.442418)(0.8155) = 37.16$$

$$ne^{-m} \frac{m^2}{2!} = 103(0.442418)(0.3325) = 15.15$$

$$ne^{-m} \frac{m^3}{3!} = 103(0.442418)(0.0904) = 4.12$$

$$ne^{-m} \frac{m^4}{4!} = 103(0.442418)(0.0184) = 8.84$$

$$ne^{-m} \frac{m^5}{5!} = 103(0.442418)(0.0030) = 0.14$$

$$ne^{-m} \frac{m^6}{6!} = 103(0.442418)(0.0004) = 0.02$$

这些频率,与观察和期望频率的偏差一起,总结于表 5.2。具小的期望频率的机体数已被合并而得出一最低期望频率 1。对湖泊样本中泽蛭的分布以潘松分布作为一模型的精确性的检验,然后以在任何初级统计学教科书中(即 Balaam)^[4] 所述的 χ^2 检验进行。检验计算如下:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^k \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i}$$

这里 k 是组数

O_i 是在组 i 中的观察频率

E_i 是在组 i 中的期望频率。

对于本例的数据,

$$\begin{aligned} \chi^2 &= \frac{(-12.43)^2}{45.57} + \frac{(12.16)^2}{37.16} + \frac{(2.15)^2}{15.15} + \frac{(2.12)^2}{4.12} \\ &\quad + \frac{(-4)^2}{1} = 24.77 \end{aligned}$$

χ^2 的这一数值,与 $(k - 1) = 3$ 个自由度表中所列的数值相比,提示获得一样本的概率,与具一恒定出现概率个体的种群的期望值,至今偏差小于 0.001 (实际接近 0.0003), 而通

常该认为可略而不计。

比较观察机体数的方差与每样本平均个体数提供了一种更迭的检验法。

$$x^2 = \frac{s^2(n-1)}{m}$$

这里 s^2 是方差

n 是样本数

m 是每样本平均机体数。

同样，对本例

$$x^2 = \frac{1.7990(103-1)}{0.8155} = 225.01$$

具 102 自由度

得到一个高到这样的 x^2 值的概率，同样要比 0.001 小得多，而一个体以一恒定概率出现的模型，因此，必须加以否定。

读者应该注意，在最后几段，介绍了概率的两种不同用法，一种可能引起某种混淆的事实。首先，我们规定了一种随机模型在其中一个体出现有一恒定的概率，导致每样本出现平均 0.8155 个体。为了要检验这个模型的确实性，我们应用了观察频率对模型所期望的拟合优度统计检验法。这种检验的结果作为一样本数据，可从一有模型性质的种群能被获得的概率来表示（不要和一个体机体的出现概率相混淆）。作为一种常规，我们通常否定任何具有小于说明观察值的 0.05 概率的假设模型。

为了要对这些例子的数据拟合一负二项分布，我们首先需要在式子中 k 的估计量

$$p_{(x)} = \left(1 - \frac{\mu}{k}\right)^{-k} \frac{(k+x-1)!}{x!(k-1)!} \cdots \left(\frac{\mu}{\mu+k}\right)^x$$

这里 $p_{(x)}$ 是在一取样单位中 x 个体的概率，而参数 μ 及 k 则

据统计数 \bar{x} 及 k 从样本的频率分布所估计。 k 的一个初步估计量可从以下方程式导出：

$$k = \frac{\bar{x}^2}{s^2 - \bar{x}} = \frac{(0.8155)^2}{(1.7990 - 0.8155)} = 0.68$$

但这一估计量然后应该用作为起始点而代入最大似然方程式

$$n \log_e \left(1 + \frac{\bar{x}}{k} \right) = \sum \left(\frac{A(x)}{k+x} \right)$$

这里 n 是取样单位的总数, \log_e 指自然 (Naperian) 对数, 而 $A(x)$ 是超过 x 计数的总数。试用 k 的不同数值直到方程式接近平衡, 而, 对于这一例子的数据, $k = 0.8$ 是一合理的解。

频率分布的个别项通过以下所示各阶段逐一加以计算:

x	$p_{(x)}$	$f = np_{(x)}$
0	$p_{(x=0)} = \left(1 + \frac{\bar{x}}{k} \right)^{-k}$	= 0.5699 58.70
1	$p_{(x=1)} = \left(\frac{k}{1} \right) \left(\frac{\bar{x}}{x+k} \right) p_{(x=0)}$	= 0.2302 23.71
2	$p_{(x=2)} = \left(\frac{k+1}{2} \right) \left(\frac{\bar{x}}{x+k} \right) p_{(x=1)}$	= 0.1046 10.77
3	$p_{(x=3)} = \left(\frac{k+2}{3} \right) \left(\frac{\bar{x}}{x+k} \right) p_{(x=2)}$	= 0.0493 5.07
4	$p_{(x=4)} = \left(\frac{k+3}{4} \right) \left(\frac{\bar{x}}{x+k} \right) p_{(x=3)}$	= 0.0236 2.40
5	$p_{(x=5)} = \left(\frac{k+4}{5} \right) \left(\frac{\bar{x}}{x+k} \right) p_{(x=4)}$	= 0.0114 1.18
6	$p_{(x=6)} = \left(\frac{k+5}{6} \right) \left(\frac{\bar{x}}{x+k} \right) p_{(x=5)}$	= 0.0056 0.58
7	$p_{(x=7)} = \left(\frac{k+6}{7} \right) \left(\frac{\bar{x}}{x+k} \right) p_{(x=6)}$	= 0.0027 0.28
8	$p_{(x=8)} = \left(\frac{k+7}{8} \right) \left(\frac{\bar{x}}{x+k} \right) p_{(x=7)}$	= 0.0013 0.14

结果得出的期望频率总结于表 5.3, 加上观察频率和观察

及期望频率之间的相差。这些结果极少需要进一步拟合这一更迭模型的证实，但 χ^2 检验计算如下：

$$\begin{aligned}\chi^2 = & \frac{(-0.70)^2}{58.70} + \frac{(1.29)^2}{23.71} + \frac{(2.23)^2}{10.77} + \frac{(-3.07)^2}{5.07} \\ & + \frac{(-0.43)^2}{2.43} + \dots + \frac{(0.68)^2}{2.32} = 2.67\end{aligned}$$

具 4 自由度(即 $n - 2$, 因为现在模型有两个参数 μ 及 k)。像这样一个从依据负二项分布的种群中所抽取的一个样本的极端的 χ^2 值的概率约接近 0.70, 而肯定不够小到足以否定假设。

表 5.3 观察频率与从负二项分布所预测频率的比较

机 体 数	观 察 频 率	期 望 频 率	相 差
0	58	58.70	-0.70
1	25	23.71	1.29
2	13	10.77	2.23
3	2	5.07	-3.07
4	2	2.43	
5	1	1.18	
6	1	0.58	
7	0	0.28	
8	1	0.14	
总 计	103	103	0.00

由于这些计算的结果, 这看来比它们实际上更为全面, 因为我们示出了整个演算的每一步, 我们可以说负二项分布

$$(q - p)^{-k}$$

的扩展, 提供了来自该淡水湖样本中泽蛭数量分布的一个恰当的模型, 这里

$$k = 0.8$$

$$p = \bar{x}/k = 1.0194$$

$$q = 1 + p$$

模型的个别项由下式给出：

$$p(x) = \left(1 + \frac{\bar{x}}{k}\right)^{-k} \frac{(k+x-1)!}{x!(k-1)!} \left(\frac{\bar{x}}{x+k}\right)^x$$

这里 $p(x)$ 是在取样单位中 x 个体的概率面，同样，这里

$$k = 0.8$$

$$\bar{x} = 0.8155$$

2. 方 差 分 析

在科学研究中最广泛应用随机模型之一，就是称做方差分析 (analysis of variance) 的一种统计学技术，虽然很多应用统计方法的科学家，很少意识到他们是在应用一个模型，或许因为分析的这个方面，极少在初级统计学教科书中加以强调。虽然如此，在科学发展上，方差分析的基础线性及析因模型已经颇为重要，而可能将继续保持重要，尽管它们的基本假设的限制性。同样，在实验和调查研究的设计和分析中这些模型的发展已是近五十年来的主要成就之一，因此，我们可以只考查应用它们的一个简单例子。

基本模型假定有一有限数的独立因子或可能的效应，它们，加于均数上，是能够规定所模造的实际状况。如此，一个具有在 r 分别区组中重复的 t 处理，可借以下模型加以定义

$$Y_{ij} = \mu + \beta_i + \tau_j + \varepsilon_{ij}$$

这里 μ 是均数

β 是第 i 区组的效应，这里 $i = 1$ 至 r

τ 是第 j 处理的效应，这里 $j = 1$ 至 t

而 ε 是具均数零及方差 σ^2 ，正态和独立分布的随机误差。

这一模型可通过进一步假定

$$\beta_1 + \beta_2 + \beta_3 + \cdots + \beta_r = 0$$

及

$$\tau_1 + \tau_2 + \tau_3 + \cdots + \tau_t = 0$$

而大为简化。

一般，自然我们并不知道模型的各个参数的数值，而这些数值必须从某些规定的种群样本，以这样的方式而加以导出，即我们的估计量是种群的无偏数值。导出这类无偏估计量的条件之一，就是在实验设计中必须有一随机性的成份；例如，在上述模型中， τ 处理必须在区组内随机的被分配到个别的小区(或实验材料的其它单位)内。限于这种约束，习惯上从最小二乘方检验导出种群参数的估计量，意即，应用模型参数 μ , β_i , τ_i 的那些数值，它们得出来自观察值偏差的最小平方和。理论是比较复杂的，而可见于任何统计学教科书，例如 Balaam^[4]。一个简单的例子该有助于示出对实际问题的应用。

例 5.2——美国西川云杉的籽苗在灭菌及未经灭菌土壤上的生长

在很多生态条件下，即使在已建成的植被中没有竞争的场合，第一年籽苗的生长为其它机体的活动所抑制。例如，即使在小心准备的苗床上，美国西川云杉 [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr] 第一年籽苗的生长，同时高度和直径上可能都小得令人失望，而提示，通过比较在正常制备的苗床与土壤预先经过灭菌的苗床上籽苗的生长，而测定其它机体影响的可能性。略加以复杂化，让我们进一步假定我们希望检验两种供选择的灭菌方法，即用蒸气灭菌和用化学药品福马林灭菌。现在我们具有三种处理，即：

T_1 = 对照，未灭菌

T_2 = 以福尔马林灭菌

T_3 = 以蒸汽灭菌。

为了要对某些特定的土壤种群测定参数的数值，我们需要将这三种处理，小心地随机的置于，至少在两个不同的时节，或至少来自同一种群的两份不同的土壤样本上而加以比较。（对于确实实验的条件实际上比这个更复杂，但这在本书范围以外一参见，例如，Fisher^[22]，Federer^[20] 或 Pearce^[60]）在本例中，我们将在八个不同的土壤样本上，每一样本随后分成三份，而随机的分配给实验处理。让我们进一步假定，在年终，生长在每一小区上籽苗的平均直径如在表 5.4 中的总结。

表 5.4 在灭菌及未经灭菌的土壤上生长的美洲西川云杉一年籽苗的平均直径

区组	平均直径（毫米）			区组总计
	对照	福尔马林	蒸气	
1	0.84	1.09	1.16	3.09
2	0.84	1.03	1.66	3.53
3	0.97	0.88	1.50	3.35
4	1.06	0.94	1.50	3.50
5	1.00	1.13	1.59	3.72
6	0.81	1.00	1.31	3.12
7	0.75	1.06	1.44	3.25
8	0.91	0.56	1.50	2.97
处理总计	7.18	7.69	11.66	26.53

全部实验的均数估计为表 5.4 所提出样本的均数，由 24 个数值加于一处而除以 24 得出，即

$$m = 26.53 / 24 = 1.105 \text{ 毫米}$$

同样，区组 1, 2, 3, …… 8 的效应可能从组区的均数而估计，因此区组 1 的效应被估计为：

$$B_1 = (3.09 / 3) - 1.105 = 1.030 - 1.105 = -0.075 \text{ 毫米}$$

记住我们通过作出区组效应的和应为零的假设而简化了模型，因此我们必须从每一区组效应减去实验的均数。同样，第

二区组的效应被估计为：

$B_2 = (3.53/3) - 1.105 = 1.177 - 1.105 = 0.072$ 毫米
以及对其余的区组等等。

三种处理的效应以同样的方法计算，
如此，

$$T_1 = (7.18/8) - 1.105 = 0.898 - 1.105 = -0.208$$

$$T_2 = (7.69/8) - 1.105 = 0.961 - 1.105 = -0.144$$

$$T_3 = (11.66/8) - 1.105 = 1.458 - 1.105 = 0.353$$

以及

$$T_1 + T_2 + T_3 = (-0.208) + (-0.144) + (0.353) = 0.001$$

即，接近零。

(注意我们只当实验设计具有正交性的性质时，才能以这种简单的方法导出区组及处理效应的估计量。事实上，推导的简易是正交实验设计的重要性的原因之一，特别在电子计算机成为广泛可得，和比较复杂的电子计算机算法成为可能之前。然而，正交设计即使在电子计算机易于可得时是仍然重要，由于它们大为增加了复杂模型及实验的分析的简易性)。

我们现在可以计算每一实验小区的期望值和求观察值及期望值之间的偏差了。例如，对于第一区组的三种处理，其期望值是：

$$\hat{Y}_{11} = m + B_1 + T_1$$

$$\hat{Y}_{12} = m + B_1 + T_2$$

$$\hat{Y}_{13} = m + B_1 + T_3$$

或 $\hat{Y}_{11} = 1.105 + (-0.075) + (-0.208) = 0.822$ 毫米

$$\hat{Y}_{12} = 1.105 + (-0.075) + (-0.144) = 0.886$$
 毫米

$$\hat{Y}_{13} = 1.105 + (-0.075) + (0.353) = 1.383$$
 毫米

而观察值与期望值的偏差是：

$$d_{11} = 0.84 - 0.822 = 0.018$$
 毫米

$$d_{12} = 1.09 - 0.886 = 0.204 \text{ 毫米}$$

$$d_{13} = 1.16 - 1.383 = -0.223 \text{ 毫米}$$

表 5.5 及 5.6 示出计算设计的一广泛范围的加性效应以及复合这些效应给出预测值的 BASIC 程序。这两种方法对加性模型的分析是非常基本的，而它们构成了一个广泛范围的过程的基础，而甚至可用于估计其它不同的正交实验设计的缺失数值。表 5.7 示出对本例的数据由这些程序所得出的结果。

然而，上述加性模型的主要价值在于对模型所定义的方差分析技术的扩展。描述籽苗对三种处理的反应究竟需要多少参数(暂且假定不加以灭菌)对照——是一种处理的形式？

表 5.5 计算析因设计加性效应的 BASIC 程序

```
5 DIM N(6), Y(72), E(24), C(6)
15 READ D
20 LET M = 1
25 FOR I = 1 TO D
30 READ N(I)
35 LET M = M*N(I)
40 NEXT I
45 FOR I = 1 TO M
50 READ Y(I)
55 NEXT I
60 LET K = 0
65 LET P = 1
70 FOR I = 1 TO D
75 LET C(I) = I
80 LET L = N(I)
85 LET P = P*L
90 LET K = K + L
95 NEXT I
100 FOR I = 1 TO K
101 LET E(I + 1) = 0
```

续表 5.5

```
105 NEXT I
110 LET T = 0
115 FOR I = 1 TO P
120 LET Q = Y(I)
125 LET T = T + Q
130 LET L = 1
135 FOR J = 1 TO D
140 LET K = L + C(J)
145 LET E(K) = E(K) + Q
150 LET L = L + N(J)
155 NEXT J
160 LET J = D
165 IF C(J) = N(J) THEN 180
170 LET C(J) = C(J) + 1
175 GO TO 195
180 LET C(J) = 1
185 LET J = J - 1
190 IF J<>0 THEN 165
195 NEXT I
200 LET R = 1/M
205 LET E(1) = T*R
206 PRINT E(1)
210 LET K = 1
215 FOR I = 1 TO D
220 LET L = N(I)
225 LET Q = L*R
230 FOR J = 1 TO L
235 LET K = K + 1
240 LET E(K) = (E(K)*Q) - E(1)
245 PRINT E(K),
250 NEXT J
255 PRINT
260 NEXT I
265 STOP
400 END
```

表 5.6 析因设计加性效应列表的 BASIC 程序

```
5 REM PROGRAM TO CONSTRUCT ADDITIVE TABLE
10 DIM N(6), Y(72), E(24), C(6), V(6)
15 READ D
20 LET M = 1
25 FOR I = 1 TO D
30 READ N(I)
35 LET M = M + N(I)
40 NEXT I
45 FOR I = 1 TO M
50 READ E(I)
55 NEXT I
265 LET P = 1
270 LET K = 1
275 LET A = E(1)
280 FOR I = 1 TO D
285 LET L = N(I)
290 LET C(I) = L
295 LET P = P*L
300 LET K = K + L
305 LET V(I) = K
310 LET B = E(K)
315 LET A = A + B
320 LET J = K
325 IF L = 1 THEN 350
330 LET E(J) = E(J - 1) - E(J)
335 LET J = J - 1
340 LET L = L - 1
345 GO TO 325
350 LET E(J) = B - E(J)
355 NEXT I
360 LET T = P
365 LET Y(P) = A
370 LET I = D
375 LET A = 0
380 LET J = V(I)
```

续表 5.6

```

385 LET A = A + E(J)
390 LET C(I) = C(I) - 1
395 LET V(I) = V(I) - 1
400 IF C(I)<>0 THEN 425
405 LET C(I) = N(I)
410 LET V(I) = V(I) + C(I)
415 LET I = I - 1
420 IF I = 0 THEN 440
422 GO TO 380
425 LET T = T - 1
430 LET Y(T) = Y(T + 1) + A
435 GO TO 370
440 LET J = 0
442 FOR I = 1 TO P
445 PRINT Y(I),
446 LET J = J + 1
447 IF J<>N(D) THEN 450
448 PRINT
449 LET J = 0
450 NEXT I
470 STOP
600 END

```

在大多数实际情况下,我们并不真正对区组效应有兴趣,由于所引用的区组给予我们处理比较必要的重复,此外,可能被用于增高比较的精确性。例如,某些区组可能含有与其余区组不同日期所采集的土壤,或可接受了不同程度的遮荫。这些差异是不重要的,只要一个区组内所有的小区,除了加诸它们的处理之外尽可能相似就行了。因此,为了所有实际的目的,我们可把模型简化成:

$$Y_i = \mu + \tau_i + \varepsilon_i$$

这里 ε_i 是正态及独立分布的随机误差具均数零及方差 σ^2 。

方差分析的技术就是划分观察值与根据模型的期望值的

表 5.7 表 5.5 及 5.6 BASIC 程序的数据及结果

NEW OR OLD-OLD

OLD PROGRAM NAME--ADDEFF

READY

```
300 DATA 2,8,3  
301 DATA 0.84, 1.09, 1.16  
302 DATA 0.84, 1.03, 1.66  
303 DATA 0.97, 0.88, 1.50  
304 DATA 1.06, 0.94, 1.50  
305 DATA 1.00, 1.13, 1.59  
306 DATA 0.81, 1.00, 1.31  
307 DATA 0.75, 1.06, 1.44  
308 DATA 0.91, 0.56, 1.50
```

READY

RUN

1.105417				
-.07541665	.07125001	.01125	.06125	.1345833
-.06541666	-.02208333	-.1154167		
-.2079166	-.1441667	.3520833		

READY

OLD

OLD PROGRAM NAME—ADDTAB

READY

```
500 DATA 2,8,3  
501 DATA 1.105  
502 DATA -0.075,0.071,0.011,0.061,0.135,-0.065,-0.022,-0.115  
503 DATA -0.208,-0.144, 0.352
```

RUN

.8220001	.8860001	1.382
.9680001	1.032	1.528
.9080001	.9720001	1.468
.9580001	1.022	1.518

续表 5.7

1.032	1.096	1.592
.832	.896	1.392
.875	.939	1.435
.782	.846	1.342

READY

偏差的总平方和。划分反映了所估计的参数数，和提供了所引入的其它变异性的一次比较。合乎表 5.4 数据的分析总结于表 5.8。偏差的总平方和是那个通过假定每一小区的期望值

表 5.8 表 5.4 莓苗数据的方差分析

变异来源	自由度	偏差的平方和	均 方	F
区 组	7	0.1525	0.0218	0.93
处 理	2	1.5038	0.7519	32.00
误 差	4	0.3925	0.0235	
总 计	23	1.9858		

均方是下列参数的估计量

$$\text{区组 } \sigma^2 + t\sigma_s^2$$

$$\text{处理 } \sigma^2 + r\sigma_t^2$$

$$\text{误差 } \sigma^2$$

是实验的均数而得出的。区组偏差的平方和是那个通过计算每一小区来自实验均数及合适的区组效应的期望值而得出的，而处理偏差的平方和则通过计算每一小区来自实验均区及确当的处理效应的期望值而得出。偏差的误差平方和，如所预料，通过计算每一小区来自实验均数及确当的区组及处理效应的期望值而得出。实际上，计算这些偏差的平方和有着简捷的方法，而对这一例子的计算由 Jeffers^[38] 全面示出。

“自由度” (degrees of freedom) 一词需要一些解释。总结在表 5.8 的三个模型的每一个，曾估计了不同数目的参数。虽然有 8 个区组，我们已强制区组效应相加必须为零，因此，

事实上，这些效应只有 7 个可独立地给以分配——第 8 个效应则是固定了的，即有 $7 = 8 - 1$ 自由度。同样，因为模型的约束，处理效应相加必须为零，在分配处理效应中只有 $2 = 3 - 1$ 自由度。对于一个同时具有两种效应的模型的自由度，则借区组及处理的自由度相乘而获得，因此复合模型的自由度是：

$$2 \times 7 = 14$$

注意三个模型自由度的和等于偏差的总平方和，即 $23 = 24 - 1$ ，因为我们对 23 个小区可给以任何数值，但末一小区的数值则受到须要使平均期望值与实验均数相等的约束。

均方或方差借平方和除以偏差除以适当的自由度而得出。三个模型的均方代表不同的复合方差亦总结于表 5.8，而区组及处理的均方除以误差的均方相应提供区组及处理效应显著性检验，而相当于统计学文献里的标准 F 检验。在适当的自由度用 F 的列表数值所计算比率的比较得出显著性必要的指示，而在这种情况下，如处理效应为零，不会出现处理效应如此之高的一个数值，即使是一百次中的一次。相反，区组效应很容易从一个种群产生，这个种群事实上区组效应为零，因此，为了任何实际的目的，我们的模型简化成：

$$Y_i = \mu + \tau_i + \epsilon$$

其参数借下式估计

$$Y_i = m + T + \epsilon$$

这里 $m = 1.105$

$$T_1 = -0.208$$

$$T_2 = -0.144$$

$$T_3 = 0.353$$

而 ϵ 是正态的及独立分布的随机误差具均数零及方差 $0.0235/8 = 0.00294$ 。

从这一模型，我们可进一步估计福尔马林灭菌的效应是：

$$d_{0.1} = (1.105 - 0.144) - (1.105 - 0.208) = 0.064.$$

具下式所示标准误差：

$$S_{\bar{x}} = \sqrt{2 \times \frac{0.0235}{8}} = \pm 0.077$$

同样，蒸汽灭菌的效应估计如：

$$d_{0.2} = (1.105 + 0.353) - (1.105 - 0.208) = 0.561$$

再次具 ± 0.077 的标准误差。因此，提示籽苗的平均直径增加 0.561 ± 0.077 毫米而直径的这一增大在统计上是显著的。福尔马林灭菌所产生籽苗平均直径增加 0.064 ± 0.077 在统计上是不显著的。蒸汽及福尔马林灭菌效应之间的差异，因此，是有意义的，而可能作进一步研究的问题。

5.2 的例子是方差分析作为基础的线性加性模型的一种极简单的应用，同时衷心劝告任何一位打算在生态学中应用系统分析和数学模型的人，最好读一本涉及方差及协方差分析的普通统计学教科书。以这种分析形式所发展的技术是极其有用，尽管基本假设有以下的明显限制：

- (1) 处理及区组效应被假设是加性的。
- (2) 残差效应被假定对每次观察都是独立的，同时具均数零和同样方差的分布。
- (3) 如要求显著性检验和估计的置信界限，残差被假定是正态分布的。

即使这些假设可被认为只是近似真实的场合，或数据必须加以转换而使假设近似真实的场合，方差分析提供了一种构成生态种群的模型，以及从样本观察值估计模型参数的方法。这些模型可加以复杂化，而包含很多因子的线性及较高级相互作用。例如，通过仔细的实验设计和随后的分析，就可能检验在肥料处理中几种不同元素的效应，以及同时检验

在任一或所有的其它元素的存在或缺如时，每种元素的效应是否相同。同样，再通过仔细的实验设计和析因模型的应用，就可以决定在气候年变化中，注意到的所需改变靠割草及应用肥料的白垩土草地管理的程度。然而，加性模型的发展，则超出本入门教科书的范围之外。

3. 多重回归分析

上述线性模型是以下式为特征的更概括的回归模型的一种特殊事例：

$$y = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \cdots + \beta_p x_p + \epsilon$$

这里 β_0 为一常数

β_i 为第 i 变量的系数

x_i 是第 i 变量

而 ϵ 是具均数零和方差 σ^2 正态和独立分布的随机误差。

在本式中， y 被假定是一在取决于 p 变量 $x_1 \cdots x_p$ 数值的均数周围分布的随机变量。假设这些变量只影响 y 的均数，而特别，方差是恒常的。在要求显著性检验的场合，进一步假设 y 是在这一均数周围正态分布的。最后，假设均数可认作是 x 变量的一线性函数，虽然在各 x 之间也能有函数的关系，因在这些更概括的模型中，包含着多项式及其它非线性函数。

和在上述实验情况的加性模型的特殊事例中一样，模型的参数通常对于来自一规定的种群的样本，则藉将残余平方和 $\sum(Y - y)^2$ 减至最小而加以估计。Sprent^[75] 对模型在回归中的应用作了有价值的讨论，而 Danies 则作出了回归模型对实际数据的拟合的指导和程序^[16]。然而，一个回归模型应用的例子，该对这些模型在生态学中的应用给予某种概念。

例 5.3——枯枝落叶层分解的速率

在一个企图用玻管，置于野外条件下但防止动物破坏，测定树和灌木枯枝落叶层分解率的试验程序中，准确地称量约 0.25g 空气干重的样本，而容使在直径 28 毫米长 15 厘米玻管中在腐熟腐殖质土壤的表面上分解。枯枝落叶层及土壤预先经处理杀死动物和它们的休眠阶段。管子在特别设计的匣子中暴露在田野以防止动物，但容使雨水通过和空气的流通。在不同间隔，管子经随机取样，每次取样取两根管子。枯枝落叶层在特殊设计的呼吸瓶中称重，而呼吸作用则在呼吸计中平衡一夜后，在约 8 小时期内作为吸取的氧而测量。

摄取的氧连续几天在三或四种不同的温度下，包括 10℃ 加以测量。所选择的温度范围包括在一年中该时期在野外所出现的范围，初步研究已示出从管子移出的枯枝落叶层，在呼吸作用上并不产生可察觉的差异，而当温度开始低而后增高，和当温度开始高而随后降低一样，连续几天在不同温度下所获得的结果相同。在测量呼吸作用后，枯枝落叶层在 105℃ 烘箱干燥并称重。

从这一实验数据分析的全部描述为 Jeffers 等^[30] 示出。摄氧的数值对比温度作图，而，从结果所得的图上，摄入氧及温度之间的关系显然不是线性的，而摄氧的方差在较高温度比在较低温度为高。后一观察提示需要将摄氧数值转换成它们的对数并加常数 1 以纠正摄氧为 0，而重新作图的数据证实了转换，确切地纠正了非线性并沿整个温度范围给出相似的方差。

方程式：

$$\log_{10}(Y + 1) = 0.561 - 8.701D \cdot 10^{-4} + 3.935D^2 \cdot 10^{-7} \\ + 7.187M \cdot 10^{-4} + 0.0398T$$

这里 Y 是摄取的氧以 $\mu\text{l } 0.25\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$ 测量

D 是样本所暴露的日数

M 是样本的湿度含量百分比

而 T 是温度以°C 测量

给出在整个日数范围内摄入氧的无偏估计量，在这一试验所包括的湿度含量及温度下，有一摄氧 0.319 ± 0.321 的平均偏差。

回归模型的应用给予很好地洞察摄氧对环境因子反应的生物学解释。目前生物学家主要应用两种主要数学模型来描生物学过程的速率及温度之间的关系。第 1 种，也是最古老的一种是 Arrhenius 方程式，通常写成包含 Boltzmann 因子的指数形式：

$$K = A e^{-E/RT}$$

这里 K 是特属的反应率，A 是一常数，E 是反应的一恒定特征而是决定温度对反应率的一个特征，R 是气体常数而 T 是绝对温度。注意方程式的对数转换得出

$$\log_e K = \log_e A + (-E/R)(1/T)$$

而反应率的对数是温度倒数的一线性函数。

第二种模型则和温度系数 Q_{10} 相联系，这可以写成

$$Q_{10} = (K_2/K_1)^{10(T_2-T_1)}$$

当温度差异是 10°C 时， Q_{10} 值是在两种温度特属反应率的比率。这意味着以下形式的关系

$$K = C e^{PT}$$

这里 C 是一常数而 $P = \log_e(Q_{10})/10$. 这一关系的对数转化得出

$$\log_e K = \log_e C + P \cdot T$$

因此反应率的对数是温度的一个线性函数。

这两个模型差异在于，对某一温度差异， Q_{10} 与绝对温度无关，而，对于 Arrhenius 方程式，

$$K_2/K_1 = \exp\{-E/R(T_2^{-1} - T_1^{-1})\}$$

同时,对某一温度差异,这将随绝对温度而变。

櫟树枯枝落叶的分析支持 Q_{10} 模型,在于 $P = \log_2(Q_{10})/10$ 是和绝对温度无关,而等于 0.09158,得出一估计的 Q_{10} 为 2.5,

4. 马尔柯夫模型 (Markov models)

在本书中我们将讨论的随机模型的最后一种形式是马尔柯夫模型,它和第四章中所讨论的矩阵模有着密切的关系。在这些模型中,其基本形式是一个表示在特属的时间间隔从一空间到另一空间转移的概率项目的矩阵。因此,模型完全和那些矩阵模型相似,除了各列所有的概率相加等于 1。

一个一阶马尔柯夫模型是一个系统的未来发展,由系统的目前状态所决定而和该状态已发展的方式无关的模型。由这样一种模型所产生的结果的次序通常称做马尔柯夫链。模型对实际问题的应用具有三个主要的限制:

(1) 系统必须分成一无限数的状态。

(2) 转移必须在离散的瞬时发生,虽然这些瞬时可能如此接近,以致对于所建立模型的系统在时间上可被认为是连续的。

(3) 概率必须不随时间改变。

这些约束的某种更改是可能的,但以增高模型的复杂性作为代价。可以应用时间有关的概率,就像在转移之间能变动时间间隔那样,同时,在高阶马尔柯夫模型中,转移概率不仅取决于目前的状态,同时也取决于一或多次先前的状态。

马尔柯夫模型的潜在价值特大,但在生态学上至今尚没有被广泛应用。然而,初步研究提示在研究生态系统的场合表现出马尔柯夫性质,而特别是那些稳定的一阶马尔柯夫链,

可以作出几种有意义的和重要的模型分析，例如，

(1) 转移矩阵 (transition matrix) 的代数分析将决定瞬态集、闭态集或一吸收态的存在。进一步分析使得基本的转移模型可加以划分同时分别的研究几个组份，如此简化了所研究的生态系统。

(2) 转移矩阵的分析也可导致从一状态到另一状态的平均时间，和一旦进入某一状态所停留的平均时间长度的计算。

(3) 在存在闭态或吸收态的地方，吸收概率和吸收的平均时间就可加以计算。

这些项目的生态学意义用表解示于图 5.1，这里举出一个典型地演替次序，每一演替阶段由该阶段所存在的植物的优

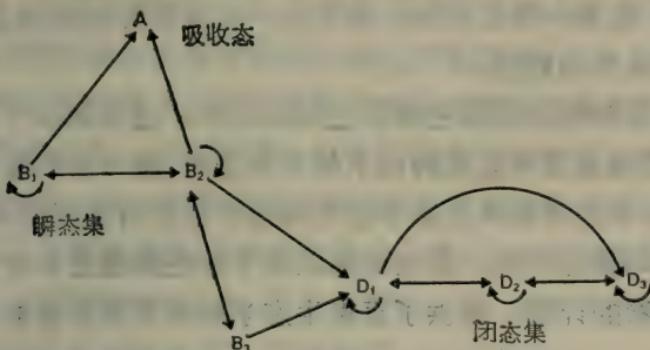


图 5.1 图解表示瞬态集、闭态集和吸收态

势类型的特征来描述。表解示出瞬态集是一种在集中每一状态最终皆可能从每一其它状态而达到，但当状态进入一闭态集或一吸收集时则离开。

闭集和瞬集的差异在于，系统一旦已进入闭集的任一状态，该集不可能离开。一吸收态是一种一旦进入即不离开的状态：即有完全的自动代替。平均通过时间因此代表着通过一特定演替阶段所要求的平均时间，而吸收的平均时间是达到一稳定成份的平均时间。

马尔柯夫模型的扩展到二-及三-阶水平，以及拥有有限程度的非平稳性和非-线性的其它形式是可能的，但随后的分析大为复杂化。检验二-阶及三-阶从属关系的存在的正规方法也是可得到的。然而在最近的将来，在生态学中，会见到这些模型广泛应用或接受的可能较小。

建立马尔柯夫类型的模型，要求以下主要项目的资料：

1. 某种分类方法在某种合理的程度上，将演替阶段分成可确定范畴。（下一章的多变量模型在建立这种状态中常常是有用的）。
2. 决定转移概率，或在整个时间，这些状态从这种分类的某一范畴变成另一范畴的速率的数据。
3. 在某一特定时间，通常在一记录良好的扰动之后，描述开始条件的数据。

在马尔柯夫及其它模型之间的选择，通常取决于研究的对象，但当直接可应用的马尔柯夫方法时，进一步代数分析的可能性，导致对很多生态学过程的随机性质有更好的理解，以及对平均通过时间，吸收时间以及平稳性的程度和在规定状态内会聚的计算，提供了直接生态学和有管理价值的其它资料。

马尔柯夫类型模型的优点因此可简短的小结如下：

1. 这种模型比较易于从演替数据导出（或推断）。
2. 马尔柯夫模型并不要求深入到动态变化机理的内在联系，但对于正确定出这种内在联系会有价值的范围，可能有所帮助，而因此同时作为进一步研究的指导和推动。
3. 基本的转移矩阵，以一种很少其它类型的模型能达到的方式，在一系统中总结了动态变化的主要参数。
4. 马尔柯夫模型的分析结果易适用于图表表示，而以这种形式，常常比较易于提给资源管理者并被理解。

5. 马尔柯夫模型的计算要求是适度的，而可容易的在小型电子计算机上进行，或，对于少数状态，在手摇计算器上进行。

然而，马尔柯夫模型也有着某些缺点，包括以下：

1. 缺乏对功能机理的从属性，减少了它们对功能有关的生态学家的注意。

2. 在直接的马尔柯夫模型的情况下，违背了稳定的假设，一阶马尔柯夫链的假设，而当概念上可能时，在分析及计算中促进了不成比例的困难程度。

3. 在某种事例，可得的数据将不足以估计可靠的概率或转移速率，特别对于稀少的转移。

4. 和其它模型一样，有效性取决于系统变化的预测，而对于较长时期的过程预测这种变化可能困难。

这些困难对马尔柯夫链对生态学问题不加鉴别的应用有必要高度小心。数据收集，对于转移概率的计算以及构成转移矩阵，是一个主要的问题，理想地要求长时期内变化的详细记录，以及对各种类型扰动的反应。然而，在这类数据存在的场合，或来自历史记录，或来自实验记录，这些模型都是有用的，而在将来可能会更广泛的应用。

例 5.4——高位泥沼中的演替变化

高位泥沼由于增加排水的结果，常常显示有趣的演替变化，而表 5.9 示出在二十年时期内，对 4 种可能状态之间转移所估计的概率。状态 1 代表沼泽相以水藓 (*Sphagnum*) 占优势，具有帚石南 (*Calluna vulgaris*)、轮生叶欧石南 (*Erica tetralix*) 及白毛羊胡子草 (*Eriophorum vaginatum*) 作为主要的维管束植物组份。状态 2 代表干燥相，具一帚石南 (*Calluna*)-石蕊 (*Cladonia*) 群丛以及桦属 (*Betula*) 和欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*)

的籽苗。状态 3 代表多少建成的桦属及欧洲赤松林地，比较成熟的林地，有一典型的欧洲越桔 (*Vaccinium myrtillus*) 具休眠苔藓的群落。状态 4 代表由于为干燥相的大形草食动物分散放牧的干扰，导致一 *Molinia-Pteridium* 占优势的群丛的建立。

表 5.9 在高位泥炭中演替变化的转移概率 (时间阶步=20年)

开始 状态	到 死 亡 转 移 的 概 率			4. 放 牧
	1. 沼 泽	2. 帚石南	3. 林 地	
1. 沼 泽	0.65	0.29	0.06	0.00
2. 帚石南 (<i>Calluna</i>)	0.30	0.33	0.30	0.07
3. 林 地	0.00	0.28	0.69	0.03
4. 放 牧	0.00	0.40	0.20	0.40

如此，作为典型沼泽植被开始的区域，在 20 年终有一 0.65 的概率保持作为沼泽植被，以及成为帚石南占优势和林地相应为 0.29 及 0.06 的概率。开始作为帚石南占优势的地区约以相等的概率保留在同一状态，因为地下水位波动返回到沼泽植被，或成为林地：它们遭受分散放牧的概率小 (0.07)。林地区域保持为林地的概率为 0.69，因为树的死亡返回到帚石南 (*Calluna*) 的概率为 0.28，同样，遭受分散放牧的概率小 (0.03)。放牧的区域遭受连续放牧，和返回到帚石南占优势的植被的概率相等，而因为籽苗未给食去生长成为林地的概率则较小 (0.20)。

因此，没有一种状态是吸收或封闭的，但代表者从沼泽植被到林地的转移，具有一种由于放牧的强制的干扰。然而，虽然因为地下水位的波动，可能有一个从帚石南占优势的植被而回到沼泽植被，却没有从林地立即回到沼泽植被。在没有吸收状态的场合，马尔柯夫过程被称为一各态历经的链，而我们可通过利用马尔柯夫模型的基本性质，来探求转移概率

的矩阵的全部含义。

首先，像在第四章中所讨论的矩阵模型那样，表 5.9 的概率指示在一个时间阶步(20年)之后，从任一状态到任一其它状态转移的概率。在两个时间阶步之后，转移概率可通过 1 次阶步转移矩阵本身相乘而直接导出，因此，在最简单地，二状态的情况，相当的概率为下列矩阵所定：

$$\begin{bmatrix} P_{11}^{(2)} & P_{12}^{(2)} \\ P_{21}^{(2)} & P_{22}^{(2)} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_{11} & P_{12} \\ P_{21} & P_{22} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} P_{11} & P_{12} \\ P_{21} & P_{22} \end{bmatrix}$$

以缩减的形式，我们可写成：

$$\mathbf{P}^{(2)} = \mathbf{P} \cdot \mathbf{P}$$

同样，第 3 次阶步的转移可写成如：

$$\begin{bmatrix} P_{11}^{(3)} & P_{12}^{(3)} \\ P_{21}^{(3)} & P_{22}^{(3)} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_{11}^{(2)} & P_{12}^{(2)} \\ P_{21}^{(2)} & P_{22}^{(2)} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} P_{11} & P_{12} \\ P_{21} & P_{22} \end{bmatrix}$$

或

$$\mathbf{P}^{(3)} = \mathbf{P}^{(2)} \cdot \mathbf{P}$$

一般而言，对第 n 次阶步，我们可写成：

$$\mathbf{P}^{(n)} = \mathbf{P}^{(n-1)} \cdot \mathbf{P}$$

对于表 5.9 的矩阵，在 2 次阶步后转移概率是：

$$\begin{bmatrix} 0.5095 & 0.3010 & 0.1674 & 0.0221 \\ 0.2940 & 0.3079 & 0.3380 & 0.0601 \\ 0.0840 & 0.2976 & 0.5661 & 0.0523 \\ 0.1200 & 0.3480 & 0.3380 & 0.1940 \end{bmatrix}$$

而在第 4 次阶步后是：

$$\begin{bmatrix} 0.3648 & 0.3035 & 0.2893 & 0.0424 \\ 0.2759 & 0.3048 & 0.3649 & 0.0543 \\ 0.1841 & 0.3056 & 0.4528 & 0.0595 \\ 0.2151 & 0.3114 & 0.3946 & 0.0789 \end{bmatrix}$$

如果一转移概率的矩阵连续乘方直到达到一种状态，在

这种状态矩阵的每一行与所有其它行相同，形成一固定的概率向量，这种矩阵称做一正则转移矩阵。在矩阵所给极限下从一个状态通过到另一状态的概率是和开始状态无关的，而固定概率向量 t 表示各种状态的平衡比例。对于本例，概率的向量是：

$$[0.2177 \quad 0.2539 \quad 0.3822 \quad 0.1462]$$

因此，如果转移概率是经过正确估计的同时保持定态，上升的泥沼最终达到一平衡状态，在该状态下，约 22% 的泥沼是沼泽，同时约 25%，38% 及 15% 相应是帚石南 (*Calluna*)、林地及放牧的群落。

像在本例一样，在没有吸收态的场合，我们也可能对一个沼泽地区变成帚石南占优势、林地或放牧地的平均时间长度有兴趣，即平均首次通过时间。相更迭的，如果我们随机的选择一个区域，对这一区域变成沼泽、帚石南、林地或放牧地，我们应须等待的平均时间长度，即平衡时的平均首次通过时间是什么呢？

计算是比较复杂的，但平均首次通过时间的矩阵是：

$$\begin{bmatrix} 0 & 3.561 & 7.197 & 31.688 \\ 9.566 & 0 & 5.237 & 28.755 \\ 13.672 & 4.107 & 0 & 29.178 \\ 18.673 & 9.107 & 5.000 & 0 \end{bmatrix}$$

由于每一次阶步代表 20 年，对于帚石南占优势的区域变成沼泽的平均时间长度是 $9.566 \times 20 = 191$ 年。同样，对于一林地变成帚石南所需的平均时间长度是 $4.107 \times 20 = 82$ 年，而所需的其它时间也可加以计算。

最后，在平衡时平均首次通时间为向量所给定：

$$[10.385 \quad 3.676 \quad 3.627 \quad 25.351]$$

同样，由于每一次阶步代表 20 年，对于一随机选择区域

变成一沼泽的平均首次通过时间是 $10.385 \times 20 = 208$ 年, 而对于帚石南-占优势, 林地及放牧群落相当的平均首次通过时间相应是 74 年, 73 年及 507 年。

像和很多数学模型的形式一样, 模型的基本性质提供了有关系统特性, 它们就是模型的进一步资料。我们是在利用数学模型的已知关系, 从而避免了繁重的实验, 这对于决定一经验动态模型的性质, 要不然该是必要的。

在数学模型的历史发展中, 首先发展的是确定性模型。然而, 这些模型的大多数, 是有关物理和化学定律的应用而给发展的, 是在反应的变异性较小, 或, 至少较易控制的条件下进行研究的。这些物理模拟, 或许在牛顿微积分中, 取得了它们最丰硕的果实, 虽然继续地成为一种确定性系统基础数学, 平稳地和印象深刻地发展着。在第三章中所描述的动态模型, 代表着应用这种确定性思想方法于生物学及生态学事例的首次尝试。如在第一章中所强调, 生态学关系必须包含机体的和生境的固有变异性, 以及在这些机体和这些生境之间相互作用中的变异性。因此, 如果我们是建立这种固有变异性的模型, 也就必须求得某些适当的随机关系。

部份地, 生物学实体有一固有变异性认识是现代统计学发展的推动力之一。源于希望预测赌博和碰运气的游戏的结果, 在十八世纪及十九世纪所发展的概率研究, 由于对生物学过程找寻模拟, 及对农业和森林实验建立模型, 为统计学家的新学派, 以坦率和无偏见的方式而得到进一步的发展。统计学的这种发展, 同样, 已经继续到只能被认为是惊人的程度, 加上数学同时也变得更精确和更能揭露模型的基本性质。在本章中, 我们只能鸟瞰一下, 应用这些同时在研究工作和管理工作中代表重要过程和仔细建立的数学模型种类的某些优点。和在末一章一样, 为了易于理解模型的性质, 我们接受了



模型的更大的形式化，虽然对于数学对我们有兴趣的问题所作假设，我们从没有免除检验它们是否有效的必要性。在本书末一章，我们还要回到这一问题。

有两个方面确定性模型不能反映生态学的真实性。第一，它们假定无限的种群数量，而第二，它们不顾在环境中随时间的随机波动。因此，应用确定性而不用随机模型只可能由于数学上的便利才认为有理。例如，如果一个确定性模型显示一稳定平衡，相当的随机模型差不多肯定会预测长期的生存，反之，如果一个确定性模型不显示平衡或一不稳定的平衡，随机模型通常会预测有一高概率的绝灭。然而，当我们可能期望确定性和随机模型具有类似性质时，常常和从看来是真实的有极大意义的，更迭模型所作的预测之间相反。由于这种原因，系统分析的方法特别强调同时研究几种更迭模型作为对一个实际问题的解。在应用确定性模型的场合，将从该模型得出的结果，相对一个或多个随机模型的那些结果加以平衡，可能始终是明智的办法。然而，即使当确定性模型是唯一所采用的一种模型，通常必须靠求助于统计学及随机过程的数学方法估计该模型的参数。因此，这些方法对生态学系统分析的应用有着根本的重要性。

(郎 所 译， 陈灵芝 校)

第六章 多变量模型

在本书中,至今对于不同个体取不同数值,或在不同时间对同一个体取不同数值的任何数量,我们已趋向于应用“变量”(variable)一词。“变量”一词的统计学定义是“在一已知数值集中取任一数值的量”,而这些数值可能是连续的,如高矮的测量,或不连续的,如个体的计数。实际上,在某些事例中,应用文字来指示不能测量的特征是便利的。例如,在这个意义上“性别”可被认为是一个变量,由于任一个体可取“雌”或“雄”这两个数值之一。

在第二章,我们在应变量及自变量或迴归变量之间作出了区别。应变量是由于其它变量的改变而可能期望到改变的那些变量,至于迴归变量描述为,它给予的改变必然引起应变量变化的那些变量。在上一章的迴归模型中我们已经碰到了这两类变量之间的差别。

统计学家在变量及(随机)变量(variates)之间作了进一步的区别。一个随机变量是来自具有一定的相对频率或概率的一特定数值中的任一数值的数量。这种(随机)变量有时也称为随机变量,而它们被认为不仅像普通数学变量一样,为一容许的数值集所规定,同时也为在所讨论的情况下,表示所出现的那些数值频度如何而相联系的频率或概率函数所规定。至今差不多我们所讨论的模型皆依据一个随机变量而作出规定,但在生态学以及其它系统分析的应用中,在那里模型必须收集一个以上随机变量的变化。这些模型总称为“多变量”(multivariate)的而和总称为“多变量分析”(multivariate)的技术

相关，多变量分析是一种疏松地应用于多变量数据的表达式，在某种意义上就是每一数字具有 P 随机变量的值。

构成多变量模型所涉及的大部分数学并不是新的。例如，和多变量有关的基本概率分布，正态分布源自三十年代，此后所发展的方法，是目前所应用的大多数多变量方法的基础。然而，在多变量分析中以及多变量方法的构成中所涉及的计算，当随机变量数目大时就变得极端繁重，同时对四、五个变量以上，这些计算实际上是不可能进行的，即使在电子计算机上。因此，直到电子计算机成为普遍可得的时候，只有数量极其有限的多变量分析给尝试过，而因此差不多在所有的教科书中都引用着同样的几个例子。

目前电子计算机的普遍化已完全改变了这种情况，结果多变量模型已变成了一个重要项目，而增加到可能和系统分析有关的模型范围之中。大部分的计算已编成目前可得的电子计算机范围的程序，而在科学文献中已出现了迅速增大的实例的收集。然而，这些多变量模型，在系统分析对生态学及其它问题的应用中，却代表有一类颇为忽略的模型。

图 6.1 示出一多变量模型的简单分类。广义的，这些模型可分成两大范畴，即某些随机变量用以预测其它变量的大类，和所有变量都属同类的大类，而从一组预测另一组还没有作过尝试。对于后一类，可能广义的被描述为描述性模型，还可进一步次分，成为所有输入都是定量的，和包括主成份分析，及聚值分析 (cluster analysis) 的那些模型以及至少某些输入是定性而非定量的那些模型。对于后者，比较适当的是逆平均模型 (reciprocal averaging model)。预测性模型，相反，可先按照所预测的随机变量数次分，而然后再根据预估是否都是定量的而次分。在预测几个随机变量的场合，典型分析的模型 (model of canonical analysis) 最为适宜。只预测一个随机变量

而有两个推论的个体群の場合，判别分析的模型（model of discriminant）是最适合的可得模型，至于有两个以上推论个体群の場合，典型随机变量分析该提供最有用的方法。这些不同模型的简单例子则在本章其余部分加以叙述。

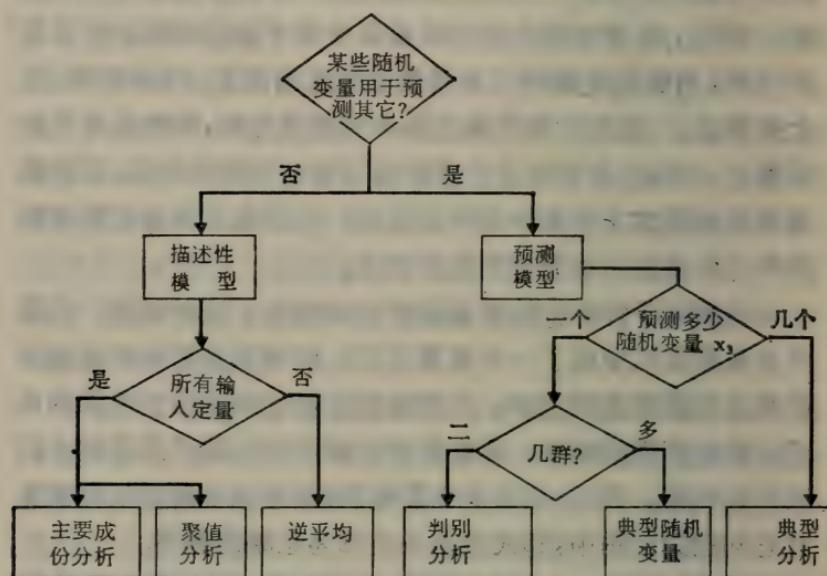


图 6.1 某些多变量模型的分类

1. 描述性模型

主成份分析

主成份分析可能是最熟知的多变量模型，同时肯定是研究多变量变异的最简单的方法。这是所有满足以下基本要求的数据都能应用的一种技术：

(1) 对许多个体的取样单位的每一个，测量和记录同一变量。对每一个体须作出所有的测量，而对测量不完全的任

一个个体应从分析中加以剔除，除非找到了某种置换缺失数值的适当技术。

(2) 选择供分析的变量都假定是连续的，或者如果是不连续的，靠增加足够小的测量间隔，以致于可认作是近乎连续的。分析也可能扩展到质的属性用标度或记分来处理，但需要减弱某种基本假设，因此最好选择其它分析方法。

(3) 不应该尝试把原始变量的比率或线性函数加到分析所包含的那些变量之中，或是用比率或线性函数代替任何原先测量的变量。

主成份分析的目的可能包括以下一种或多种：

(1) 考察各个变量之间的相关性。
(2) 把个体取样单位所表示的变异性 的基本量度 (dimention) 减至数量最少的有意义量度。

(3) 剔除对研究添增较少额外资料的变量。
(4) 考查个别取样单位最能提供资料的组别，或某些先验结构 (a priori structure) 的含意。

(5) 在构成变异的指数中，变量的客观加权的测定。
(6) 鉴别来源可疑或不明的个别取样单位。
(7) 误定的取样单位的识别。

在任一特定的研究中，并非所有的这些目的都是同等重要的，而某些可能完全缺如。然而，这个方法对这类问题提供了一种可能的解答。

主成份分析为 Kendall^[41]、Quenouille^[64] 及 Seal^[70] 详细叙述。这个技术对生态学问题的应用，以及特别对于分类学的那些问题，目前是比较常见的，生态学杂志的很多期至少都包含一篇这种技术的应用。

大体上，主成份分析涉及原始变量相关系数的矩阵本征值及本征向量的求取。结果的本征值及本征向量规定了由原

始变量所描述的总变异性的组份，作为这些变量的线性函数并具有所选择的系数，在数学上彼此是独立的，或正交的。这些组份不一定具有任何有效的生态学解释，但用这种技术的实践经验提示，对于那些说明总变异的重要部份的组份，通常都可期望到有一有效的解释。其次，对于研究中所包含的每一个体的这些组份数值的计算，提供了总结个体主要变异的现成的方法，考察了它们彼此间关系，并鉴定了未知的或错置的个体。这种技术最好以一个简单的例子来阐明。

例 6.1——莫尔卡姆海湾的自然环境和无脊椎动物

在一个主要研究莫尔卡姆湾口筑坝可能对环境影响的进程中，于 1968 年 8 及 9 月进行了一次调查。在海湾的各个部份从 274 个取样点的每一点钻取了十个 10 厘米的底样，取样的材料经立即合并一处，而合并样本的四分之一则被留作理化分析。对每一样本估计 8 种变量，这些变量如下：

1. 粒子 $>250 \mu\text{m}$ 的百分数
2. 粒子 $125-250 \mu\text{m}$ 的百分数
3. 粒子 $62.5-125 \mu\text{m}$ 的百分数
4. 粒子 $<62.5 \mu\text{m}$ 的百分数
5. 在 550°C 烧失量的百分数
6. 钙的百分数
7. 磷的百分数
8. 氮的百分数

这些变量的选择，根据一初步调查数据的预先分析而加以指导，因此在主要调查中的变量数，已经是由主成份分析的应用所指导。

对于 274 个取样点的基本数据总结于表 6.1，而原始变量之间的相关系数则示于表 6.2。应用二变量间相关性通常

的显著性检验，具自由度 $n - 2 = 274 - 2 = 272$ 对这类相关矩阵可疑有效性的一种检验指出，大于 $250\mu\text{m}$ 和 $125 - 250\mu\text{m}$ 之间粒子的百分数作显著正相关，而 $62.5 - 125\mu\text{m}$ 之间及 $62.5\mu\text{m}$ 以下粒子的百分数则作负相关。 $62.5 - 125\mu\text{m}$ 之间及 $62.5\mu\text{m}$ 以下粒子的百分数也是显著负相关的，相反，4 种化学变量皆显著的作相互正相关。烧失量与 $62.5 - 125\mu\text{m}$ 之

表 6.1 莫尔卡姆湾环境变量的总结

变 量 (%)	最 低	平 均	最 高	标 准 差
1. 粒子 $> 250\mu\text{m}$	0.100	1.207	43.0	4.479
2. 粒子 $125 - 250\mu\text{m}$	0.050	20.31	94.0	23.27
3. 粒子 $62.5 - 125\mu\text{m}$	0.100	53.67	97.0	21.36
4. 粒子 $< 62.5\mu\text{m}$	0.500	24.74	88.0	20.77
5. 于 550°C 燃烧耗失	0.440	1.504	3.72	0.555
6. 钙	1.500	2.401	9.00	0.704
7. 磷	0.016	0.028	0.048	0.0056
8. 氮	0.001	0.013	0.054	0.0093

间及 $62.5\mu\text{m}$ 以下粒子的百分数作正相关，而与 $125 - 250\mu\text{m}$ 之间粒子百分数作负相关。钙的百分数与大于 $250\mu\text{m}$ ，及小于 $62.5\mu\text{m}$ 粒子的百分数作正相关，而与 125 和 $250\mu\text{m}$ 之间粒子的百分数作负相关。磷含量与 $125\mu\text{m}$ 以上粒子百分数负相关而与 $125\mu\text{m}$ 以下粒子百分数作正相关。氮含量与 $125 - 250\mu\text{m}$ 之间粒子百分数作负相关而 $62.5\mu\text{m}$ 以下粒子百分数正相关。

除了在这 8 种变量之间有极大的相互相关的事外，关系的解释远不易通过相关矩阵的因果检验来定夺，或，实际上由数据本身来决定。主成份分析借计算 8 个变量的线性函数开始，这该尽可能地阐明为 274 个样本所包含的大部份变异，而这称之为 z_1 。分析后继续鉴定原始变量的一个第二线性函数，这和第一个无关，而尽可能多的阐明残留变异性。这

一线性函数被称为 z_{20} 分析后继续求出 z_3, z_4 等, 直到所有的变异性皆被阐明。实际上, 计算相当于求在表 6.2 中相关矩阵的本征值和本征向量 (Krzanowski^[44]; kendall^[41]; kendall and Stuart^[42]; Seal^[70])。

表 6.2 环境变量之间的相关系数

X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6	X_7	X_8
0.147†							
-0.283†	-0.565†						
-0.095	-0.572†	-0.330†	X_4				
-0.001	-0.462†	0.127*	0.388†	X_5			
0.713†	-0.253†	-0.051	0.175†	0.359†	X_6		
0.148*	-0.405†	0.217†	0.264†	0.566†	0.167†	X_7	
0.072	-0.426†	0.005	0.453†	0.735†	0.421†	0.436	X_8

* 在 0.05 显著 † 在 0.01 显著

$$Z_1 = C_{11}X_1 + C_{21}X_2 + C_{31}X_3 + C_{41}X_4 + C_{51}X_5 + C_{61}X_6 \\ + C_{71}X_7 + C_{81}X_8$$

这里 Z_1 = 第一主成份

C_{ij} = 第 j 组份第 i 变量的系数

X_i = 第 i 变量

$$Z_2 = C_{12}X_1 + C_{22}X_2 + C_{32}X_3 + C_{42}X_4 + C_{52}X_5 + C_{62}X_6 \\ + C_{72}X_7 + C_{82}X_8$$

$$Z_i = C_{1i}X_1 + C_{2i}X_2 + C_{3i}X_3 + C_{4i}X_4 + C_{5i}X_5 + C_{6i}X_6 \\ + C_{7i}X_7 + C_{8i}X_8$$

表 6.2 相关矩阵的首 4 个组份被总结于表 6.3。第一个组份的本征值是 3.12, 而这一本征值, 作为变量总数的一个本征值表示, 指示由该组份所阐明总变异性的比例。同样, 其余的本征值总结了由适当组份所阐明的变异性比例, 而这些组份可以相加而得出由线性函数所阐明的总变异性 的累积比例, 这些线性函数, 据定义, 是独立的。因此, 据表 6.3, 我们可

以看出 8 个变量的第一线性函数阐明总变异性的百分之 39, 而次 3 个组份的相应是百分之 23.4, 15.7 及 10.3。4 个组份一起阐明由 8 个原始变量所测量的变异性的百分之 88.4。分析同时指示可能并不值得计算任何其它组份, 具有小于近似 0.8

表 6.3 环境变量首 4 个组份的本征值

组 份	本 征 值	变异性比例	累 积 比 例
Z ₁	3.12	39.0	39.0
Z ₂	1.87	23.4	62.4
Z ₃	1.26	15.7	78.1
Z ₄	0.83	10.3	88.4

表 6.4 环境变量的首 4 个组份的本征值

变 量	组 份 的 系 数			
	Z ₁	Z ₂	Z ₃	Z ₄
X ₁	0.05	1.00	0.49	0.17
X ₂	-0.90	0.46	-0.23	-1.00
X ₃	0.25	-0.72	1.00	0.24
X ₄	0.74	0.07	-0.87	0.84
X ₅	1.00	0.01	-0.03	-0.64
X ₆	0.61	0.79	0.53	0.24
X ₇	0.80	-0.27	0.04	-0.86
X ₈	0.97	0.17	-0.16	-0.42

的本征值不太可能具有任何实际意义, 虽然读者应该注意到, 我们对通常类型的显著性检验, 并未作出任何祈求。缺乏明确的显著性检验的原因在于多变量问题唯一已知的显著性检验, 取决于一种多变量正态分布的假设, 这在生态学数据中则极少如此。

确定组份的线性函数的系数, 而由本征向量所估计, 总结于表 6.4。我们可应用这些系数来解释组份的生态学意义, 应

用符号和系数的相对大小，作为在变异性的 4 个指数中置于每一变量上加权的指示。第 1 个组份主要是对燃烧的耗失，以及磷和氮的百分数与粒子在 $125-250 \mu\text{m}$ 之间百分数的一个对比，而代表着泥和沙的一般肥力的一个测度。第 2 个组份是最大粒子即 $>250 \mu\text{m}$ 的百分数，和钙含量的一个指数，而是生物机体破壳量的一个测度。第 3 种组份 $62.5-125 \mu\text{m}$ 之间粒子的百分数与 $<62.5 \mu\text{m}$ 粒子百分数的一个对比，而被解释为海水泥沙沉积的一种测度。第 4 种组份同样也是一种对比，但这次是 $125-250 \mu\text{m}$ 之间粒子百分数和磷含量与 $62.5 \mu\text{m}$ 以下粒子百分数之间，而被解释为江河携带泥沙沉积的一种测度。

表 6.5 莫尔卡姆湾种类计数的小结

种 类	每 平 方 米 的 数 量			
	最 低	平 均	最 高	标 准 差
Y ₁ 白櫻蛤 (<i>Macoma balthica</i>)	0	2325	56325	5966
Y ₂ 櫻蛤 (<i>Tellina tenuis</i>)	0	49.2	9800	544
Y ₃ 蟹螺 (<i>Hydrobia ulvae</i>)	0	374.2	8525	1014
Y ₄ 螺贏蠅 (<i>Corophium volutator</i>)	0	540.5	8700	1180
Y ₅ 沙蚕 (<i>Nereis diversicolor</i>)	0	63.5	750	116
Y ₆ 沙蠋 (<i>Arenicola marina</i>)	0	16.7	222	26
Y ₇ 齿吻沙蠶 (<i>Nephtys hombergii</i>)	0	4.94	100	17

这个分析提示一有限数的量度，足以阐明莫尔卡姆湾泥沙理化性质中的主要变异性。在本例，4 个组分足以阐明总变异性的百分之 88，而结果组份可依据变异的可鉴定的类型容易的加以解释。实际上，对于各个样本各组份数值的计算，以及将这些莫尔卡姆湾上数值作图，有助于鉴定高肥力区域、海水泥沙沉积、江河携带泥沙沉积以及钙含量高指示河口有

机体的破贝壳存在的那些区域。结果所绘制的地图，大大有助于解释那些多少不了解的变异源。

和泥沙的粒子大小及化学组份的调查一起，也考查了样本以测定约 22 种或种群的无脊椎动物数。表 6.5 总结了 7 个种的每平方米的数量，其它种类分布得太稀了而不值得加以分析。包含在这一表内的样本总数是 329，对种的分布采取了测定环境变量的某些额外的样本，而这些被认为比环境变量的变异更大。表 6.5 的检验提示这一假设是肯定正确的，在泥样中 7 个种的各有机体数有着极大的变异。

在个体样本中种数之间的相关系数总结于表 6.6。同样，二变量之间相关系数的通常显著性检验极少有关，不仅因为我们这里是同时检验几个系数，同时也因为原始计数远离正态的分布。然而，在通常的检验下，白樱蛤的数量与觿螺、沙蚕及沙蠋的数量作正相关，而与齿吻沙蚕的数量作负相关。

觿螺、蜾蠃及沙蚕的数量都是相互相关的，而蜾蠃的数量与齿吻沙蚕的作负相关。樱蛤的数量和任何机体的数量都没有明显的相关。

表 6.6 种数之间的相关系数

Y_1						
-0.028	Y_2					
0.358^{\dagger}	0.032	Y_3				
0.051	0.054	0.313 [†]	Y_4			
0.569 [†]	0.009	0.302 [†]	0.162 [†]	Y_5		
0.174 [†]	-0.003	0.081	-0.095	0.084	Y_6	
-0.170 [†]	-0.000	-0.099	-0.118*	-0.092	-0.011	Y_7

* 在 0.05 显著 † 在 0.01 显著

如前所述，表 6.6 的相关矩阵的主成份为矩阵的本征值及本征向量所规定。表 6.7 总结了种类计数之间相关的首 5 个本征值，而提示这首 5 个组份阐明了在种类计数中所包含

的总变异性近乎百分之 86。所能求出的其余两个组份可能仅指示随机变异。据表 6.8 所示本征向量, 第 1 个组份, 阐明在种数中变异性的百分之 28.3, 是白樱蛤、麒麟螺及沙蚕数的一个指数。第 2 个组份阐明变异性的其它的百分之 17.1, 是螺蠃蜑的数量和沙蠋数量的一个对比。其余的组份, 相应阐明百分之 14.3, 13.6 及 12.2, 相应是樱蛤、齿吻沙蚕及沙蠋数量的直接测度。

表 6.7 种类计数首 5 个组份的本征值

组 份	本 征 值	变 异 性 比 例	累 积 比 例
W_1	1.98	28.3	
W_2	1.20	17.1	45.4
W_3	1.00	14.3	59.7
W_4	0.95	13.6	73.3
W_5	0.85	12.2	85.5

表 6.8 种类计数首 5 个组份的本征向量

变 量	组 份 的 系 数				
	W_1	W_2	W_3	W_4	W_5
Y_1	1.00	-0.48	-0.01	0.13	-0.43
Y_2	0.04	0.40	1.00	-0.20	-0.41
Y_3	0.89	0.32	0.04	0.11	0.59
Y_4	0.51	1.00	-0.05	0.13	0.71
Y_5	0.99	-0.22	-0.01	0.19	-0.59
Y_6	0.29	-0.86	0.25	-0.54	1.00
Y_7	-0.32	-0.44	0.34	1.00	0.47

同样, 分析以比较简单的方式成功地总结了大量复杂的资料, 5 个组份阐明了近乎总变异性的百分之 86。至于泥和沙的理化性质, 对各个样本各组份数值的计算, 以及将这些数值绘制成图, 对在这 5 种组份之内机体分布得出了一个完整

的形象。结果制成的图同样帮助了那些不了解和无特点的变异源的解释。然而,通过考查无脊椎动物的计算的数值,和两组组份都有的 272 个样本的理化组份之间的相关性,甚至还产生了进一步的意义。这些相关性总结于表 6.9。同样,随着保留有关这些相关性之间显著性检验的正确性,表上提示了环境及无脊椎动物组份之间的某些有趣的关系。第 1 个无脊椎动物组份,白樱蛤、觿螺及沙蚕数量的一个指数,是和第 1

表 6.9 环境及无脊椎组份之间的相关系数

无脊椎动物组份	与环境组份的相关系数			
	Z ₁	Z ₂	Z ₃	Z ₄
W ₁	0.408†	-0.029	0.039	-0.031
W ₂	-0.047	-0.164†	-0.097	0.153*
W ₃	-0.078	-0.007	0.120*	0.000
W ₄	-0.029	-0.187†	0.062	-0.101
W ₅	-0.004	0.042	0.095	0.156†

* 在 0.05 显著 † 在 0.01 显著

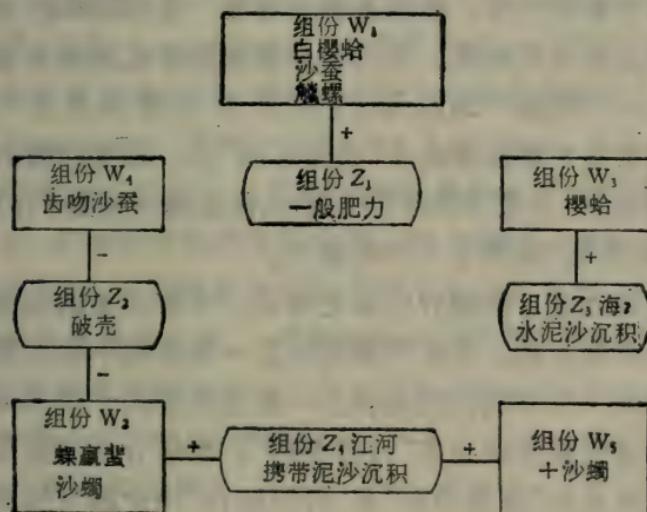


图 6.2 无脊椎动物及环境之间关系

种环境的组份，一般肥力的一个指数，是正相关的。蝶羸蜚及沙蠋数量之间的对比与第 2 环境组份作负相关，而与第 4 组份作正相关，即与破壳的存在负相关，而和江河携带泥沙沉积物作正相关。

樱蛤的数量与第 3 环境组份，这是海水泥沙沉积的一种测度，作正相关，至于齿吻沙蚕的数量则与破壳的存在作负相关。沙蠋的数量与海水泥沙的沉积作正相关。这些相关进一步总结于图 6.2。这两个分析提供了莫尔卡姆湾沙及泥的理化性质及无脊椎动物种群之间关系的一有趣和描述性的分析。然而，当我们开始讨论典型相关的更迭模型时将回到这个例子。

聚值分析 (cluster analysis)

当所有的输入是定量时，一种更迭的多变量的描述性模型，是聚值分析的模型。聚值分析包含在复杂的大量数据内找出结构的很多不同的技术。在一个典型的例子中，就像在主成份分析中一样，数据基础由各为一系列选择的变量所描述的单位样本所组成。目的是或将数据单位或将变量归成聚值以致一个聚值中的各元在它们之中有着高度的“自然结合”，至于各个聚值彼此是“比较不同”的。研究问题的方法和达到的结果，主要取决于研究者如何选择对词组“自然结合”及“比较不同”提供了工作的意义。

一般而言，聚值分析假定有关一个数据集的基础结构所知极少或者不知。所有可得的只是一批结构不明的观察。在这种情况下工作的目的是找出一拟合观察的分类结构，而这个问题通常被称做为求“自然类群”。聚值分析的要旨可同等看作为对名词“自然类群”及“自然结合”指定确当的意义。

聚值分析是企图把样点在多维空间中归成分别的组集，

而希望会相当于观察样本的特点。样点的组可能本身被归成更大的集，以致所有这些点最终被分成等级。这种等级的分类可用图解表示，而通常在这种图解上，加上一种尺度以指示各类群相似的程度。聚值分析最简单的形式之一是一种单个连接聚值分析，一种由 Sneath^[74] 所提出的方法，而以枝形图 (dendograms) 的形式，作为一种总结分类关系的简便方法。 n 个样本之间的关系，由每对样本之间，依据某种可接受的尺度测量的分类距离 (taxonomic distances) 来表示。这个方法包括一种对一系列增加的距离阈值 (d_1, d_2, \dots, d_n) 决定聚值的样本分类的方法。聚值在任一水平 d_i 系从下列活动构成：

- (a) 样本通过连接长度 d_i 或所有较小的小段而归组。每组据称在水平 d_i 形成一聚值，而在水平 d_i 规定连接两个聚值的所有小段，应具有大于 d_i 的长度。
- (b) 如分类是在一较大的距离阈值 d_{i+1} 进行的，所有在水平 d_i 的聚值保留，但这些聚值的某一些，可能结合成为较大的聚值。一般地，两个聚值当至少在它们之间存有长度 d 的一个连接，这里 $d_i < d \leq d_{i+1}$ ，就可能结合。[这种只要求一个连接各组合的性质，解释了“单个连接聚值分析” (single linkage cluster analysis) 这一名称]。

枝形图示出在水平 d_1 聚值如何在水平 d_2 结合等等，在相继的水平，直到所有的样本结合成一单个聚值。实际上，单个连接聚值分析，可方便的从所谓的最小生成树导出，一种由一组直线线段连接各对点，一株跨越所有点的树，以致于：

- (i) 不出现闭环
- (ii) 每点至少为一线相连
- (iii) 树是相连接的
- (iv) 线段长度之和是最短的。

图 6.3 是一株有整个线段长度及总长 22 的一株树的简单例子。

Cormack^[14] 曾综述了近年来所发展的各种聚值分析的技术，同时叙述了很多经验分类技术的原理以及在它们发展和实践中的限制和缺点。一般而言，尝试数据的聚值分析应加小心，而方法必须根据十分精确的问题的数学公式，把分类和聚值分析认为可满意的更替明确使思考的增长趋势，须要加以指责，而其它总结数据的方法，通常可能认为是对聚值分析和分类本身的更迭物。然而，当聚值分析只用作为系统分析的模型之一时，结果可能有所启示和帮助。同样，这一技术最好由一简单的例子来描述。

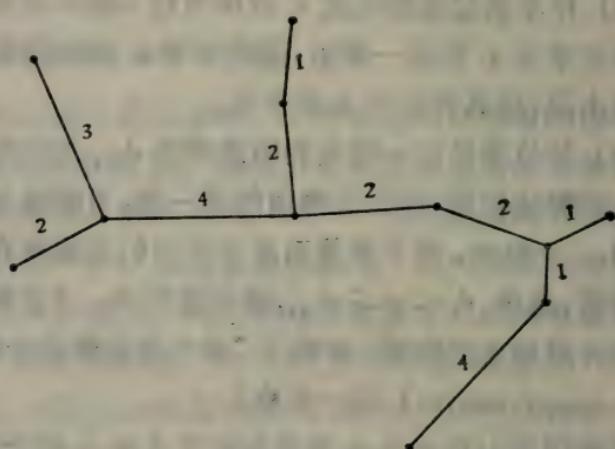


图 6.3 一具整数值最小生成树的例子

例 6.2——湖区土壤

作为一个根据最小生成树和单个连接聚值分析的例子，我们将要考查，用于美国梧桐及桦树对土壤营养反应的研究中，湖区 25 份土壤的性质。所选择的土壤示出化学性质范围尽可能的广泛，特别从磷酸盐营养的观点来看。在实验中应

表 6.10 25 份湖区土壤的 7 种变量的数值

土壤号	烧失量 (%干重)	可交换同位素磷 ($\mu\text{g g}^{-1}$ Wt)	磷酸酶活性*	可抽提的铁 (mg 100g^{-1} 干重)	总磷量 (%干重)	总氮量 (%干重)	pH
1	15.21	70.6	467.1	1400	0.12	0.63	4.53
2	33.27	67.5	1059.8	460	0.15	1.19	4.90
3	68.09	1700.3	3309.7	1200	0.36	2.30	4.82
4	32.89	168.1	1392.9	2100	0.17	1.29	4.84
5	19.87	102.7	71.3	920	0.14	0.73	7.93
6	16.46	32.5	367.0	1100	0.06	0.52	3.78
7	10.56	192.9	352.4	1000	0.10	0.33	4.59
8	15.63	118.4	300.2	1900	0.11	0.61	4.16
9	11.15	101.4	308.4	1300	0.11	0.47	5.13
10	16.25	232.5	306.2	1600	0.12	0.66	4.43
11	9.94	51.4	212.3	1800	0.10	0.37	4.70
12	70.63	150.3	627.7	590	0.15	1.81	3.65
13	9.0	9.8	129.7	95	0.01	0.21	3.63
14	19.71	297.7	467.9	2200	0.08	0.63	4.04
15	26.02	83.9	618.3	2800	0.08	0.88	3.93
16	11.84	168.9	375.8	750	0.07	0.45	5.89
17	10.71	127.3	330.3	910	0.13	0.43	4.56
18	8.3	107.4	241.4	880	0.08	0.31	4.74
19	12.67	188.7	516.4	1300	0.05	0.33	4.40
20	15.92	203.6	336.9	1500	0.08	0.52	4.13
21	12.92	170.6	319.6	1600	0.06	0.44	4.05
22	7.54	53.8	315.7	890	0.05	0.28	4.70
23	21.96	104.3	578.8	1900	0.12	0.81	4.11
24	88.78	107.6	1156.8	290	0.06	1.99	3.19
25	72.19	174.7	1061.3	690	0.14	2.32	3.93

* μg 苯酚/g 在 13°C 3 小时的干重土壤表示

用土壤检验来自不同来源的美国梧桐和桦树的反应之前，必须研究土壤变异性的范围以及它们的可能归类。

表 6.10 给出对 25 份土壤每一份所测定的 7 种变量的数值，包括烧失量，可交换同位素磷，磷酸酶活性，可抽提铁、总

表 6.11 土壤数据的摘要

变 量	最 低	平 均	最 高	标准差
烧失量 (%干重)	7.54	25.56	88.78	23.26
可交换同位素磷 (μg^{-1} 干重)	9.80	191.48	1700.30	321.37
磷酸酶活性 (土壤于 13°C 3 小时, μg 苯酸 g^{-1} 干重)	71.3	608.96	3309.70	653.68
可抽提铁 (mg 100g ⁻¹ 干重)	95	1247	2800	644.44
总磷量 (%干重)	0.01	0.108	0.36	0.065
总氮量 (%干重)	0.21	0.820	2.32	0.634
pH (于水中)	3.19	4.510	7.93	0.909

磷量、总氮量及 pH。数据进一步总结于表 6.11。任何两种土壤间的欧几里得距离从以下公式计算：

$$d_{ij} = [(x_{1i} - x_{1j})^2 + (x_{2i} - x_{2j})^2 + (x_{3i} - x_{3j})^2 + (x_{4i} - x_{4j})^2 + (x_{5i} - x_{5j})^2 + (x_{6i} - x_{6j})^2 + (x_{7i} - x_{7j})^2]^{1/2}$$

$$= \left| \sum_{k=1}^7 (x_{ki} - x_{kj}) \right|^{1/2}$$

这里 d_{ij} 是第 i 及第 j 土壤之间的欧几里得距离而 x_{ki} 是通过减去 25 份土壤的均数和除以 25 份土壤标准差而标准化的第 i 土壤第 k 随机变量的值对于土壤 1 及 2, 因此广义距离由下式给出:

$$d_{12} = \sqrt{\left(\frac{15.21 - 25.50}{23.26} - \frac{33.27 - 25.50}{23.26} \right)^2 + \left(\frac{70.6 - 191.48}{321.37} - \frac{67.5 - 191.48}{321.37} \right)^2 + \left(\frac{467.1 - 608.96}{653.68} - \frac{1059.8 - 608.96}{653.68} \right)^2 + \left(\frac{1400 - 1247}{644.44} - \frac{460 - 1247}{644.44} \right)^2}$$

$$\begin{aligned}
& \div \left(\frac{0.12 - 0.108}{0.065} - \frac{0.15 - 0.108}{0.065} \right)^2 \\
& + \left(\frac{0.63 - 0.820}{0.634} - \frac{1.19 - 0.820}{0.634} \right)^2 \\
& + \left(\frac{4.53 - 4.51}{0.909} - \frac{4.90 - 4.51}{0.909} \right)^2 \Big|^{1/2} \\
= & (0.602859 + 0.000093 + 0.822128 + 2.127604 \\
& + 0.213018 + 0.780185 + 0.165682)^{1/2} \\
= & (4.711569)^{1/2} = 2.17
\end{aligned}$$

由于这一计算对所有可能的每对土壤加以重复，即 $n(n-1)/2$ 对（而，在本例则为 300 对），显然这是一项电子计算机的任务！

据每对土壤之间距离的半矩阵，同样应用一电子计算机，通过应用几种算法的一种，就可计算出最小生成树，但最方便的一种则由 Gower 及 Ross^[29] 所给出。结果示于表 6.12 而图解示于图 6.4。很多土壤显示显著的相似性，但少数，特别是第 3 号土壤，显示极为不同的差异。

最小生成树是一种有价值的工具，这有它本身的理由，以及通过它能够从近邻被指定到不同聚值的程度，来判断聚值的恰当程度，而有助于聚值分析方法的说明。一个特别重要的应用是阐明在少数维数中的近似值，到多维数中构形的向量图。在本例中，变异性有七维，而在较少维数任何表示该变异性的尝试，必然造成某种变形—这种变形的程度可通过最小生成树重叠在变异性图上而加以判断。例如，图 6.5 指示 25 份土壤在由可抽提铁及 pH 变量所代表的二维平面上的分布。图解明显示出 3 号土壤的异常位置，3 号土壤要不然也许被假定与土壤 1、9 及 19 相似。图 6.6 示出烧失量及 pH 的二维平面上，25 份土壤的分布，或许甚至更有启示。没有最小生成

表6.12 土壤数据的最小生成树

土壤号	连接土壤号	距离
2	17	2.09
3	4	6.83
4	23	1.93
5	16	2.62
6	20	0.96
7	9	0.85
8	10	0.68
9	1	0.80
10	1	0.65
11	8	0.82
12	2	2.44
13	22	1.84
14	8	0.92
15	14	1.27
16	18	1.35
17	7	0.55
18	7	0.52
19	21	0.72
20	10	0.75
21	20	0.41
22	18	0.51
23	8	0.62
24	25	1.84
25	12	1.11

树,会试图假设土壤 2 及 4 是类似的,鉴于土壤是比较一般地类似土壤 7、11 及 17,而土壤 4 则大体类似土壤 23。

单个连接聚值分析,借在阈值距离 0.75、1.00、1.25、1.50 等的聚值,而得自最小生成树示于图 6.7。这个分析指示几个密集聚值的存在(即土壤 1、8、10 及 23,土壤 7、17、18 及 22 和土壤 19、20 及 21),而由个别土壤连接形成一湖区土壤的主要类群,其中土壤 3,在较小的程度上土壤 5,是远离的。

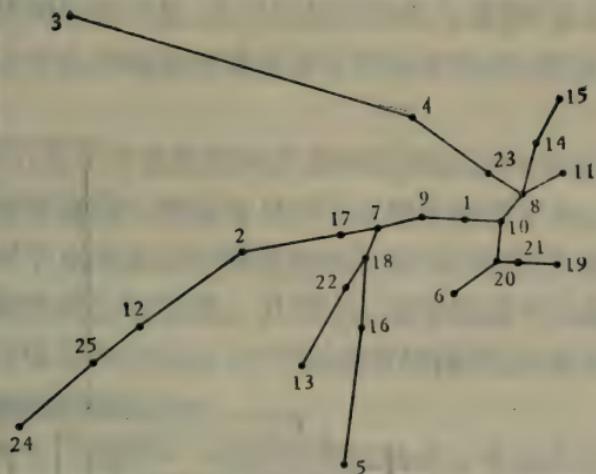


图 6.4 湖区土壤最小生成树图示

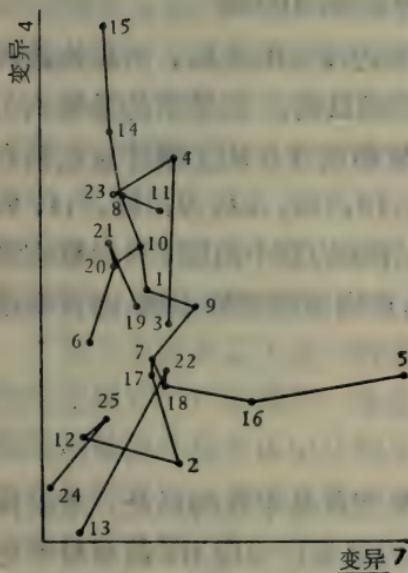


图 6.5 绘于由可抽提铁及 pH 所表示的变异性平面上的最小生成树

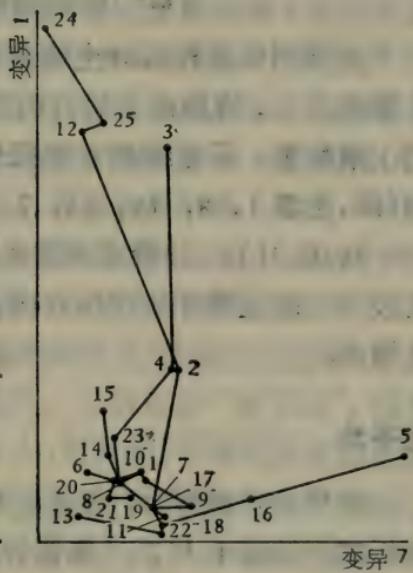


图 6.6 绘于由烧失量及 pH 所表示变异性平面上的最小生成树

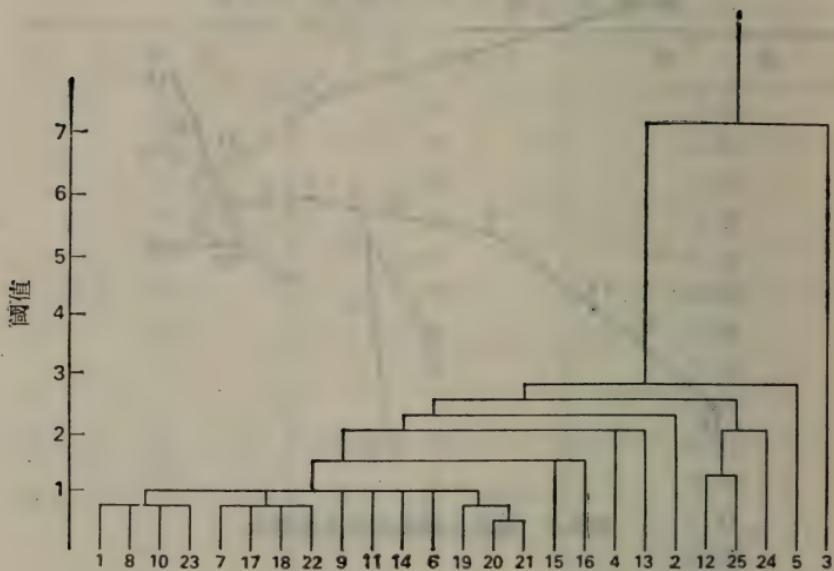


图 6.7 湖区土壤聚值分析的枝形图

对于美国梧桐及桦树对土壤营养的反应的实验，所应该选择土壤的方法，将取决于研究的明确目的。如要求的是极均匀的土壤种类，只是那些在低阈值距离连接的土壤才应包括在内(即，土壤 1, 8, 10, 23, 7, 17, 18, 22, 9, 11, 14, 6, 19, 20 及 21)。如希求土壤变异性的整个范围，只少数这些比较均匀的土壤才应包括在内，连同更远离的土壤，而自然是土壤 3。

逆平均

在描述性模型中，某些随机变量是定性的场合，主成份分析的价值就不大了。聚值分析通常仍可应用，甚至对于全部定性的数据，通过设计相似性的指数而然后由以下公式转化成为距离

$$d_{pq}^2 = 1 - s_{pq}$$

这里个体间的相似性，是所比较的随机变量数“匹配”的比率，当在两个个体中随机变量或是存在或是缺如，就出现一次“匹配”。

然而，对于定性数据有着某些特别设计的多变量模型，而其中最有价值的一种就是 Hill^[34] 所描述的逆平均。这个模型特别适用于在生态学中通常出现的有-无的数据，例如在样方中某些种有或无的记录。几何上，这些数据可认做是一组位于超正方体顶角上的点，对于这些点的排列，并不取决于顶角之间距离的明确应用。

这个方法应用一种连续近似的格式，个体选定一随意选择的开始记分组，理想的选择表示出，如数据所反映的某一由先验而猜测的阶梯，然后对每一随机变量计算出平均记分，从这个计算出个体重新再换算的平均。在足够数量迭代之后，最后随意变量的得分汇聚到相同的行向量，而第 1 轴的本征向量是在一次迭代中，得分范围限定有多少的一个测度。

当第 1 轴已经获得，就考虑第 2 轴，通过应用一组接近第 1 轴末一组的记分，就可能获得第 2 轴记分的一良好始点。然而，在逐步迭代前，这些记分必须减去最后第 1 轴的一个倍数而加以调整。Hill^[34] 给出一计算的简单的例子，这对于任何实际应用都是繁重的，而应委托一台电子计算机。

这个方法本质上是一种重复的交叉-校准法，而同时得出随机变量和个体的独特一维排列。它给称做“逆平均”，因为随机变量记分是个体记分的平均，相反的，个体记分是随机变量记分的平均。最终的记分并不取决于开始记分，但开始记分的良好选择，减少了不少的所要求的逐步逼近的次数。数学上，整个计算方法和主成份分析极为近似，而可同样扩展到包括定量的以及定性的数据。

在生态学应用中，逆平均通常扩展到所谓的“指示种分

析”。在这一分析中，个体样方由一逆平均排列的第 1 轴所安排，而样方然后在排列的重心给分成两组。通过以下函数选择出五个“指示种”。

$$I_i = |m_1/M_1 - m_2/M_2|$$

这里 I_i 是种 i 的指示值（如种是一完美的指示者假定数值为 1，如没有指示价值则数值为 0）。

m_1 是种 i 出现于二叉枝负方的样方数

m_2 是种 i 出现在二叉枝正方的样方数

M_1 是二叉枝负方的样方总数

M_2 是二叉枝正方的样方总数

然后应用有最高指示值的五个种，对整组样方构成一“指示记分”(indicator score)，而规定一与二叉枝相符的“指示阈值”(indicator threshold)。

整个过程可对第二及相继的逆平均轴加以重复，以致样方再次被分，应用同一方法，尽可能地连续下去。至今尚未设计出停止次分的满意方法，因此在阈值的选择和次分的数量中都有着某种程度的随意性。指示记分可认做是提供一种在一 6 点尺度上样方的排列，公认是一种粗糙的排列，但是一种可快速进行的方法，即使是在野外，通过在特定样方中，计数存在的 5 种所选择的种。目的是反映出原始逆平均排列足够地接近用作为样方分类指标的分析。

例 6.3——欧洲本地赤松林

Hill 等^[35]给了一个逆平均及指示种分析应用到在苏格兰本地赤松林分类的例子。供分析的数据源自为 Steven 及 Carlisle^[76] 所描述的 26 座主要本地赤松林的一次调查。在调查中，从 Steven 及 Carlisle 所作地图中，在每一示为赤松林的制图单位，由 1 随机的选择了 16 个 200 米² 的小区，每一小区被次

分为 5 个 4 米², 25 米², 50 米², 100 米² 及 200 米² 的重叠样方。

对于这些样方, 从中心向外进行, 收集了所有维管束植物的累积记录。在收集了原始植被数据之后, 小区内的树和灌木皆加以测量, 记录了标准生境特征的目录, 而在小区中心从一浅坑观察了主要的土壤特点。

在描述性分类中, 只应用种有-无的数据, 假设是单独从这些数据就判断出每一小区含有足够的亲缘接近的植物种类。数据实际上由 416 小区的记录 (26 生境 × 16 小区) 所组成, 而包括 176 种频度大于 3 的种类。

表 6.13 欧洲本地赤松林小区数据的分类

分区 1

负的指示种: 发草 (*Deschampsia flexuosa*)

正的指示种: 茅膏菜 (*Drosera rotundifolia*), 杜鹃花 (*Erica tetrafix*)

纳茜菜 (*Narthecium ossifragum*), *Sphagnum papillosum*

如指示记分 ≤ 0 进入分区 2

如指示记分 ≥ 0 进入分区 3

分区 2

负的指示种: (无)

正的指示种: 剪股颖 (*Agrostis canina*),

黄花草 (*Anthoxanthum odoratum*)

拉拉藤 (*Galium saxatile*), 醋浆草 (*Oxalis acetosella*),

堇菜 (*Viola riviniana*)

如指示记分 ≤ 2 归于组 AB

如指示记分 ≥ 2 归于组 CD

分区 3

负的指示种 (无)

正的指示种 剪股颖 (*Agrostis canina*), 拉拉藤 (*Galium saxatile*)

地杨梅 (*Luzula multiflora*), *Succisa pratensis*,

堇菜 (*Viola riviniana*)

如指示记分 ≤ 2 归于组 EF

如指示记分 ≥ 2 归于组 GH

在赤松林中的变异幅度是比较有限的, 而充分为二-维排

列所总结。排列的第 1 轴和土壤的有机层的深度相关。第 2 轴则和土壤的酸度相关。表 6.13 给出小区数据的指示种分析所产生的等级的首两个水平。分类的等级由下列型式表示：

$$\{(AB)(CD)\} \{(EF)(GH)\}$$

指示第 1 分区把组 A, B, C 及 D 和其余的分开, 而第 2 分区把包含 A, B, C 及 D 的亚-组进一步分成 A 及 B 和 C 及 D, 等等, 各组对排列的关系示于图 6.8, 在其上绘出了小区类型的均数及标准差。

从这一描述性模型所得出的八个小区类型, 发现和其它环境因子密切相关。因此模型提供了进一步详细研究的骨架, 而不只是赤松林本身动态的一个解。特别是分类, 当易于在野外进行时, 便能够作出主要生境类型的一种描述和解释, 同时, 当这一描述广义的证实了 Steven 及 Carlisle 所规定的

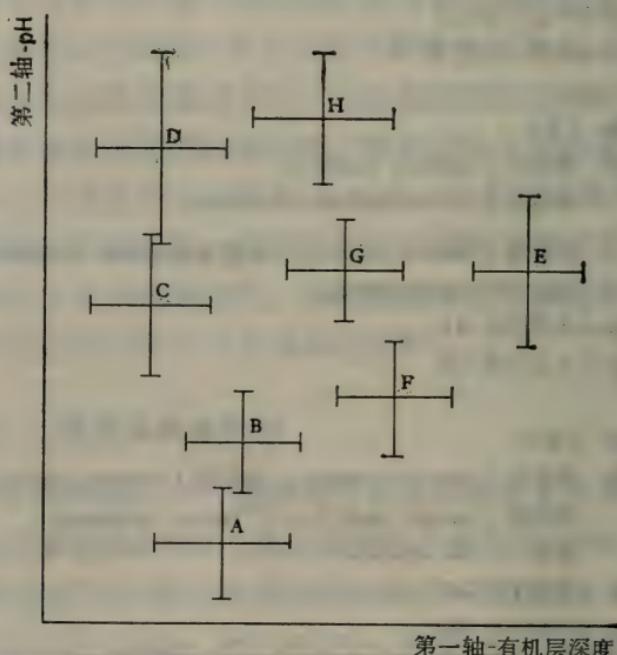


图 6.8 欧洲本地赤松林的指示种小区类型与逆平均排列的关系

生境类群时^[76]，它同时也提出了保证进一步研究的差异——这是任何系统分析的主要目的之一。

2. 预测性模型

如果现在我们转向广义的预测性模型，图 6.1 的分类，在只预测一个随机变量和两个或多个其它随机变量之间，以及那些预测几个随机变量的，和两个或更多其它随机变量之间作一区分。多重回归分析，这已在第五章有关随机模型中碰到过，自然，这是预测性模型的一个类型，而使得一个随机变量的数值从二或多个变量的数值，通常称做回归变量的，而预测得出。这里回归变量，事实上，是随机变量，即有一特定的相对频率或概率的变量，可以指出，数学上，估计的方法是等价的，即使在一个模型中有一回归随机变量及回归变量的混合。如此，实际上关于古典的随机变量、变量，或二者混合的回归模型，通常不必有所顾忌，倘若它们是所拟测量的合理的无误差的测量值。

因此，当涉及一随机变量的预测时，在本章我们本身将涉及到判别的古典模型，对于它的基本理论在四十年前就知道了 (Fisher^[21])。如图 6.1 所指示，我们将要以下两种模型之间作出区别，即所谓判别函数，在两个类群间提供判别的一种模型，和所谓的典型随机变量，即在超过两个类群之间提供判别的一种模型。

判别函数 (discriminant function)

Fisher 的古典判别函数模型，涉及判别两个先验组怎样最佳的问题，其中每一个体曾相对几种变量而加以测量。这个模型提供了有关每一变量的线性函数，以致于一个个体可以

分类错误最小的机会，被归到两个组的一组或另一组。判别函数被写成如：

$$z = \mathbf{a}_1 \mathbf{x}_1 + \mathbf{a}_2 \mathbf{x}_2 + \cdots + \mathbf{a}_m \mathbf{x}_m$$

这里 \mathbf{a} 是判别系数的向量，而 \mathbf{x} 是被归到二个组的一组或另一组的个体上，所作观察或测量的向量。注意，对于这一模型，我们只考虑两个组的可能性，而当我们可能决定某些个体不能以任何可信程度归到两个组之一时，我们不考虑其它组的构成。这个模型，同样，通过一个例子来说明最为简单。

例 6.4——锡格奴岛上的维管束植物

锡格奴岛属于南奥克尼群岛，位于南极区海内。最近的陆块是南极半岛，约距 640 公里，最近的移入机体源位于东北在南佐治亚，约距 900 公里，和位于西北的在火地岛，约距 1440 公里。

在该岛的植被研究中，— 500 米² 的随意方格网被重叠于锡格奴岛 1:25000 比例尺的地图上。在这些方格内，环境变量从对该岛作科学探险所制备的地图上加以估计。同样，每一方格内为各种类型植被所占的地区，迄今尚未发表的地图上加以估计，而特别在方格中维管束植物的有无则加以记录。

环境变量的初步分析提示，变量描述了一个接近七维的总变异性，而环境变量因此能被减到 7，而没有信息的显著耗失。104 方格网的这 7 个变量的数值总结于表 6.14。对 22 个方格记录了维管束植物的存在，而有兴趣的问题是是否这 7 个环境变量，或这 7 个变量的亚-集，可用于预测维管束植物的有或无。

对两组方格都测量了同一些变量，因此基础数据可排列成两个矩阵，第一是阶 $n_1 \times m$ 而第二是 $n_2 \times m$ 。由于维管束植物在 22 个方格中找到：

$$n_1 = 22, \quad n_2 = 82, \quad m = 7$$

两组数据矩阵的对称合并方差-协方差矩阵的上三角示

表 6.14 环境变量的总结

变 量	最 低	平 均	最 高	标 准 差
1. 最高高度(米)	5	140.0	280	79.3
2. 东西断面所切等高线数	0	7.5	22	25.44
3. 面南坡度百分数	0	19.2	100	25.0
4. 湖泊所占百分数	0	1.2	20	3.47
5. 显示为岩石的百分数	0	13.3	45	9.12
6. 显示为漂砾和岩屑的百分数	0	27.2	91	25.8
7. 海到E的距离(米)	0	1026	4100	1084

于表 6.15。判断系数的向量 \mathbf{a} 由下式表示的联立方程的解而得出

$$\mathbf{S}\mathbf{a} = \mathbf{d}$$

这里 \mathbf{S} 是合并方差-协方差矩阵, 而 \mathbf{d} 是两个组的平均向量之间的差。这一方程式方便的通过两边先乘以协方差矩阵的逆

表 6.15 数据组的合并方差-协方差矩阵

1	2	3	4
5310—961	199.8022	194.8896	-32.94015
	26.88293	-25.31391	1.559248
		578.6623	-4.799063
			11.96896
5	6	7	
-16.05446	62.73615	12569.94	
12.8375	42.83095	4.190566	
-36.08125	-116.5440	-315.3835	
3.166493	15.54125	62.82278	
83.73383	44.49558	1250.437	
	667.5128	2087.470	
		1175.907	

而解出,得

$$\mathbf{a} = \mathbf{S}^{-1}\mathbf{d}$$

合并方差-协方差的逆于表 6.16,为了便利应用了指数记法,而矩阵同样在主对角线对称。平均向量、差异的向量以及判别系数的向量则示于表 6.17。

然后从以下关系算出 Hotelling 的 T^2

$$T^2 = \frac{n_1 n_2}{(n_1 + n_2)} \mathbf{d}' \mathbf{a} = 35.90$$

而由方差比率检验估计的 T^2 的显著性,由下式给定:

$$F = \frac{n_1 + n_2 - m - 1}{(n_1 + n_2 - 2)m} \cdot T^2 = 4.83$$

具自由度 $m = 7$ 及 $(n_1 + n_2 - m - 1) = 96$ 。如两组皆取自同一总体,获得一像这样高的 F 值的概率接近 0.00011。

函数:

$$\begin{aligned} z = & -0.00880x_1 - 0.142x_2 - 0.0303x_3 - 0.131x_4 \\ & + 0.0226x_5 + 0.0120x_6 - 0.000169x_7 \end{aligned}$$

因此,在 $500m^2$ 有无维管束植物之间提供了一显著的判别。在两组中 z 值可对每一个体方格算出,对于两个组的判别记分的距心,对有及无维管束植物的方格相应是 -0.959 及 -3.029。

组距心之间的差异称为二组之间的“广义距离”,而可借以下关系从 T^2 计算

$$D^2 = \frac{n_1 + n_2}{n_1 n_2} \cdot T^2$$

或更直接的从

$$D^2 = \mathbf{d} \mathbf{S}^{-1} \mathbf{d} = 2.070$$

用一种由标准化正态偏离提出的有效性的测度,算出的判别函数就可以将其它的个体分类

$$D/2 = 0.719$$

表 6.16 合并方差-协方差矩阵的逆

3.236548E-4	-2.98233E-3 0.07199744	-1.895112E-4 2.899737E-3 1.965440E-3	9.9986822E-4 -0.01020711 -4.002193E-4 0.0897032
4.140633E-4		8.999152E-5	-4.153426E-6
-9.022103E-3		-3.144589E-3	4.812380E-6
2.661735E-4		1.602335E-4	1.997326E-6
-8.298558E-4		-1.504498E-3	-1.198577E-5
0.01397195		-2.672139E-4 1.783831E-3	-1.866131E-5 -3.709850E-6 9.222408E-7

表 6.17 均数, 差异及判别系数的向量

变 量	有维管束植物 方格的均数	无维管束植物 方格的均数	差 异	判 别 函 数
1	78.1818	123.5096	-45.3278	-8.799238E-3
2	4.2273	6.6538	-2.4265	-0.1421932
3	5.6818	18.0385	-12.3567	-0.0301576
4	0.3182	1.1250	-0.8068	-0.1312235
5	14.2273	10.2596	3.9677	0.02264888
6	30.0000	20.8558	9.1442	0.01204919
7	825.0000	851.9232	-26.9232	-1.693091E-4

相当于这一偏离的累积正态分布表所列的数值，给出约个体的百分之 76 由判别函数正确地归到它们的组中。

判别记分的计算容使我们来看原先估计成点的两个聚值的个体方格，各集中于它的平均记分上，而各点则沿一线散布，判别函数的价值部分在于决定基本变量对判别的关联，以及部分在于对任何被归成两组之一的新方格计算出一个判别记分的能力——或许不属于任一组而给置于一边。例如，我们可能希望决定重叠于锡格奴岛的地图上的某些任意 500 米²

方格，是否可能含有维管束植物，为了要决定在野外比较困难的条件下是否应该试图对这些植物进行一次搜寻。

如果从它计算出判别系数的两个组，在从它抽样的种群中是同等代表性的，组距心之间的中点是对于一个未经分类的个体，归到两组之一的合适的分界线。因此，在本例中，有一小于-1.994 判别记分的方格该分配到无维管束植物的组中，而有一大于-1.994 判别记分的方格该分配到有维管束植物的组中。

在种群中两个组同等出现的场合，分界线的点必然从两个距心之间的中点转向较小的组一段距离等于

$$\frac{\log_e R}{D}$$

这里 R 是在大组中的个体数与较小组个体数的比率。我们如果能假定分析中所包括的方格是一个来自可能方格的种群的无偏样本，则

$$R = 3.727$$

而

$$\frac{\log_e R}{D} = \frac{1.316}{1.439} = 0.914$$

因此分界线的点应从 -1.994 转移到 -1.080。

典型随机变量 (canonical variates)

判别函数提供了判别二先验组之间一个有力而实用的模型。然而，有很多生态学事例中，我们希望在多于两组之间加以判别。这种事例最简单的，如在 Lowe 及 Gardiner^[52] 对红鹿及锡卡鹿之间杂交的研究中那样，由二原始类群杂交而可能形成一第 3 组。然而，即使在分类学研究中，可能遭遇到复杂得多的问题，如 Blackith 及 Blackith^[61] 在蚱蜢的研究中以

及 Waloff 在开花植物上生活的昆虫生态学的研究中那样。

至于对任何其它多变量模型，我们同样有一观察值的矩阵，具有在矩阵行中对 n 个体的每一个代表 p 随机变量的列。和主成份模型相反，一种先验的结构利用这一矩阵，个体则源自 $m (< n)$ 分别的组。当我们再次寻求以尽可能少的维数表示 p 变量时，我们同时也希望靠牺牲组内的变异性，而强调组间的变异性。必要的区别是在合并组内平方和，及来自组均数偏差的乘积的矩阵， \mathbf{W} 和一组间平方和及来自总均数的组均数偏差乘积的矩阵 \mathbf{B} 之间。

现在的目的要导出不只是一个判别函数，而是一个以下形式的函数集

$$d = a_1x_1 + a_2x_2 + a_3x_3 + \cdots + a_px_p$$

这里 $a_1, a_2, a_3, \dots, a_p$ 是计算出的判别函数以便使一组和另一组之间的混淆减到最小。比较容易指出（例如，见 Kranowski）^[44] 这些系数由二矩阵 $\mathbf{W}^{-1}\mathbf{B}$ 的乘积的本征值及本征向量所提供。正态化向量的各元是权数 $a_1, a_2, a_3, \dots, a_p$ ，而本征值是与每典型随机变量或判别轴相联系的判别力的测度。

例 6.5——白杨无性系的叶形

作为有关白杨变种性质和特征的研究计划的一个部分，从很多品种进行了叶片的收集以及对每一叶片记录了一系列标准的测量。随后对进一步研究选择了 9 种测量值，如下：

1. 叶柄长度
2. 叶片长度
3. 叶片最宽一点的宽度
4. 沿叶片半途叶片的宽度
5. 沿叶片三分之一叶片的宽度

6. 沿叶片三分之二叶片的宽度

表 6.18 白杨的基本的叶测量值

品 种	变 量 数								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Populus serotina</i> VB	39	98	95	55	88	76	110	90	100
	39	96	95	58	92	80	95	90	92
	43	100	84	54	80	70	100	70	97
	54	123	117	72	113	94	105	85	110
	47	114	105	69	102	90	92	72	95
<i>Populus gelrica</i> HA	47	108	121	95	118	110	110	87	110
	56	90	120	95	117	110	105	80	100
	65	130	140	95	140	125	115	90	110
	50	114	118	85	113	108	110	85	108
	47	113	125	87	121	110	110	90	108
<i>Populus gelrica</i> VB	60	120	132	90	122	114	115	85	110
	44	87	101	67	97	88	100	75	97
	45	94	100	66	88	86	105	85	108
	59	115	125	84	118	106	110	70	110
	49	90	107	75	103	96	110	90	108
<i>Populus T × T32</i>	24	117	84	60	84	76	80	60	90
	30	134	105	73	104	92	65	50	87
	31	150	114	73	110	96	70	60	85
	23	140	90	64	95	87	60	50	85
	27	126	98	75	96	90	77	60	92
<i>Populus T × T37</i>	12	118	61	43	59	52	60	50	70
	15	136	95	55	89	75	55	65	90
	16	145	101	63	97	84	90	60	90
	17	161	118	64	112	94	85	65	90
	18	155	105	60	100	83	70	70	95
<i>Populus serotina</i> erecta	58	130	124	64	114	84	90	50	90
	53	124	118	60	110	94	95	55	90
	67	134	130	80	126	103	95	50	85
	57	124	120	72	114	100	93	65	92
	56	122	124	70	120	100	95	65	93

表 6.19 组-间 平 方 和 及 乘 积 之 间 的 半 矩 阵

变 量	1	2	3	4	5	6	7	8	9
P	6992.73								
L	-5031.18	6896.12							
W ₁	4616.37	-2147.25	4244.50						
W ₂	3112.37	-2580.44	3070.87	3683.00					
W ₃	4119.93	-1765.49	3940.25	3115.75	3790.87				
W ₄	3826.18	-2572.25	3676.00	3744.56	3615.62	3993.31			
b	6237.19	-6589.62	3909.50	3477.56	3375.12	3792.75	7593.50		
v ₁	2616.40	-4863.69	1308.68	2255.43	1126.75	2010.06	5035.19	4732.56	
v ₂	2467.59	-3483.37	1560.87	2064.62	1387.75	2006.37	3708.37	2980.56	2147.62

表 6.20 组-内 平 方 和 及 乘 积 之 间 的 半 矩 阵

变 量	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	808.40								
2	1227.40	4189.59							
3	1332.39	3664.59	4251.19						
4	361.80	1661.20	2128.61	1522.40					
5	1344.79	3533.62	4069.18	2123.40	4046.81				
6	1013.00	2677.81	3116.20	1765.59	3110.79	2614.00			
7	266.61	832.42	1103.59	556.20	997.02	867.00	1615.61		
8	-118.80	207.59	611.00	138.00	513.41	518.80	503.20	1298.40	
9	254.20	1022.01	1131.57	503.98	1013.18	813.61	597.81	551.00	835.61

表 6.21 白杨变种的判别矩阵

变量	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	680.664	-570.221	386.839	236.172	326.647	300.492	649.240	307.849	259.044
2	-347.187	293.287	-217.448	-159.342	-188.698	-189.260	-338.606	-165.818	-147.135
3	301.905	-179.680	201.352	72.422	157.388	120.518	244.195	53.144	76.830
4	-490.526	332.712	-277.978	-105.947	-224.159	-170.362	-403.467	-122.630	-128.989
5	-263.822	202.724	-179.153	-111.376	-144.730	-142.457	-242.703	-89.089	-103.355
6	361.501	-286.830	242.426	191.883	214.392	223.842	327.599	137.036	147.628
7	54.913	-54.648	29.868	17.315	23.828	21.749	64.801	41.007	27.250
8	-40.764	-15.374	-39.973	-12.537	-35.114	-24.556	6.423	47.899	12.943
9	130.949	-163.570	74.260	92.256	66.186	92.650	160.506	110.427	90.137

表 6.22 行列式矩阵的本征值

典型随机变量	本征值	百分数		累积百分数
		1	2	
I	1097.34	81.21		81.21
II	168.50	12.47		93.68
III	58.42	4.32		98.00
IV	16.39	1.21		99.21

7. 于叶柄连接叶片之点到叶基部的距离

8. 第 1 主脉与中脉的角度

9. 第 1 副脉与中脉的角度

所有的线性测量记录到最近的毫米。两角测量到最近的度数。

表 6.18 示出白杨的 6 个变种，每种采自不同树上的 5 片叶片的基本叶片测量值。因此，变种反映叶片的 6 个先验组，对于它们我们根据 9 种测量值找寻有效的判别者。

组间平方和及乘积之间的半矩阵示于表 6.19（注意，因为矩阵是对称的，我们只需给出主对角线——代表组间平方和——和对角线外上或下的元素——代表乘积的和）。同样，合并的组-内平方和及积则示于表 6.20。这一对称矩阵的逆，自右乘以组间矩阵得出所谓的行列式矩阵，而示于表 6.21。注意这种行列式矩阵本身是不对称的。

行列式矩阵的首 4 个本征值总结于表 6.22，从矩阵主对角线的和所计算出的变异性百分数等于 1351.30。首 3 个典型随机变量阐明行列式矩阵总变异性的百分之 98，而这些随机变量的第 1 个阐明百分之 81.21。一个适合的显著检验提示首 3 个随机变量在判别组之间有实用价值。

给予 9 个变量的权数，由相当于行列式矩阵的首四个本征值的标准化本征向量总结于表 6.23。第一典型随机变量对叶柄长度以及对叶形的一般对比给出最大的权数，叶形的一般对比，对叶片上方最宽点的宽度和沿叶片距离三分之二的宽度给出正权数，而对叶长度及叶片半途及沿叶片三分之一的宽度给出负权数，具有这种典型随机变量高值的叶子，因此倾向于具有长叶柄和短，宽，迅速变尖的叶子，而是低数值随机变量的叶子倾向于具有短叶柄，狭长缓慢变尖的叶子。

其余的典型随机变量都是叶片宽度的变异。第 2 典型变

表 6.23 在典型随机变量中变量的加权

变 量	典型随机变量的标准化权数			
	I	II	III	IV
1. 叶柄长	1.000	0.428	0.189	0.158
2. 叶片长	-0.507	0.011	0.287	0.089
3. 叶片宽 (W_1)	0.423	0.716	-0.448	-0.829
4. 叶片宽 (W_2)	-0.697	-1.000	0.107	0.209
5. 叶片宽 (W_3)	-0.384	-0.183	0.631	1.000
6. 叶片宽 (W_4)	0.513	-0.059	-1.000	-0.357
7. 叶基部	0.087	0.003	0.196	0.026
8. 主脉角	-0.035	-0.255	0.622	0.198
9. 侧脉角	0.211	-0.384	-0.118	-0.271

量大部分是沿叶片中途的宽度与在叶片最宽点宽度的一个对比。第三个典型随机变量是沿叶片三分之二，与沿叶片三分之一宽度之间的一个对比，加上主脉角。第 4 随机变量是沿叶片距离三分之一宽度与在最宽点宽度之间的一个对比。然而，这三个尖度的测度，只对为第 1 典型随机变量所提供的百分之 81，添加另外百分之 18 的判别。

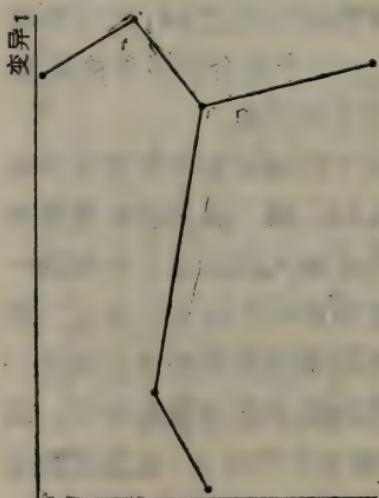


图 6.9 在第一和第二典型随机变量上的白杨变种的最小生成树

最后，6 个组每一组的 4 个典型随机变量的平均值示于表 6.24。两个 $T \times T$ 杂交种立即可从第 1 典型随机变量的低值加以鉴定，但否则不易由这些数据判别，*Populus serotina erecta* 由第 2 典型随机变量的较高值，从其余的三个随机变量中轻易的加以判别，而 *Populus gelrica* 的两个变种可借

第四典型随机变量彼此鉴别，而二者由第三典型随机变量与 *Populus serotina* 加以鉴别。和以前一样，最小生成树（此时根据典型随机变量有助于 6 个变种的亲缘关系的解释，见图 6.9）。

典型随机变量的多变量模型对几个先验组之间判别能力的研究，是一种有力的和极端灵活的工具，同时是判别函数的一个合乎逻辑的扩展。

典型相关 (canonical correlations)

最后，我们终于涉及适合于所有统计问题最难的之一，即确定二个或多个随机变量集之间关系的多变量模型。我们对这个问题已经提出过一个可能的研究方法，就是通过主成份分析的模型。通过计算每一随机变量集的主成份，然后与结

表 6.24 白杨变种典型随机变量的平均值

变 种	典型随机变量的平均值			
	I	II	III	IV
<i>Populus serotina</i> VB	5.51	-10.18	8.18	0.80
<i>Populus gelrica</i> HA	6.53	-13.95	4.94	1.05
<i>Populus gelrica</i> VB	8.40	-11.72	5.21	-1.11
<i>Populus</i> T × T32	-4.22	-11.28	4.05	0.68
<i>Populus</i> T × T37	-7.25	-10.04	6.43	-0.22
<i>Populus serotina</i> erecta	6.90	-6.10	4.43	0.58

果组份相关，我们常常可能推论这些集之间的复杂相互关系。Fourt 等^[25] 描述过一个应用这种方法研究不列颠南部欧洲黑松的生长与树木生长生境的自然地理、土壤化学和土壤物理学关系的研究工作。

作为对利用基本数据矩阵的个体，或行的一先验结构假设的一种更迭，我们现在假定矩阵的随机变量，或列，可分成两集，在每一集中具 r 及 q 随机变量，因此 $p = r + q$ 。这是

表 6.25 种及环境变量间的相关系数

种	相关系数与环境变量			
	>250μm	125—250 μm	62.5—125 μm	<62.5 μm
白櫻蛤 (<i>Macoma balthica</i>)	-0.040	-0.239++	0.159++	0.113
櫻蛤 (<i>Tellina tenuis</i>)	-0.016	0.022	0.055	-0.077
驕螺 (<i>Hydrobia ulvae</i>)	-0.068	-0.232++	0.201++	0.071
螺贏畫 (<i>Corophium volutator</i>)	-0.064	-0.265++	0.087	0.224++
沙蚕 (<i>Nereis diversicolor</i>)	-0.011	-0.152*	0.056	0.114
沙蠋 (<i>Arenicola marina</i>)	0.244	-0.048	-0.027	0.032
齿吻沙蚕 (<i>Nephthys hombergii</i>)	-0.050	0.095	0.113	-0.209++

种	相关系数与环境变量			
	烧失	钙	磷	氮
白櫻蛤 (<i>Macoma balthica</i>)	0.402++	0.158†	-0.023	0.516++
櫻蛤 (<i>Tellina tenuis</i>)	-0.016	-0.035	-0.006	-0.063
驕螺 (<i>Hydrobia ulvae</i>)	0.171†	0.038	-0.022	0.194†
螺贏畫 (<i>Corophium volutator</i>)	0.092	0.060	-0.024	0.133*
沙蚕 (<i>Nereis diversicolor</i>)	0.299++	0.106	0.006	0.401++
沙蠋 (<i>Arenicola marina</i>)	0.096	0.230++	0.083	0.139*
齿吻沙蚕 (<i>Nephthys hombergii</i>)	-0.068	-0.090	-0.020	-0.110

对变量的细节,见例 6.1, 103 页。

* 于 0.05 显著 † 于 0.01 显著 ++ 于 0.001 显著

相当于写成的数据模型如

$$\mathbf{X} = (\mathbf{X}_1 \mathbf{X}_2)$$

这里 \mathbf{X}_1 有 n 行及 r 列, 而 \mathbf{X}_2 有 n 行及 q 列。从基本数据矩阵算出的协方差或相关矩阵因此可划分如

$$\mathbf{S} = \begin{bmatrix} A_{rr} & C_{rq} \\ C_{qr} & B_{qq} \end{bmatrix}$$

从这一矩阵求线性组合将是有意义的

$$u_i = l'_i \mathbf{X}_1$$

$$v_i = m'_i \mathbf{X}_2$$

这里 $i = 1, 2, 3, \dots, s$ 对所有 s 可能的配对，具有 u_1 及 v_1 的相关最大的性质，在所有与 u_1 及 v_1 不相关的线性组合中， u_2 及 v_2 的相关最大的性质，等等。

数学上，可能指出对两个集每一变量描述加权所必须的这些典型相关及向量，由两个矩阵的本征值和本征向量所给定：

$$\mathbf{C}' \mathbf{A}^{-1} \mathbf{C} = \mathbf{B}$$

$$\mathbf{C} \mathbf{B}^{-1} \mathbf{C}' = \mathbf{A}$$

两个矩阵具有相等的本征值，而它们的本征向量相应给出左边及右边变量线性组合的系数。

例 6.6——在莫尔卡姆湾中自然环境及无脊椎动物

在例 6.1 中，我们考查了变量的两个集的主成份之间的相关性，一集代表莫尔卡姆湾泥沙的理化性质，而另一代表泥沙样本中所发现的 7 种无脊椎动物机体的数量。显然，这就是典型相关的更迭模型可被期望是有用的这一类情况。

表 6.25 对两个变量集都可得的 272 个样本给出 8 个环境变量及 7 个种的变量之间的相关。这张表在上面所用的记法中代表首矩阵 \mathbf{C}_{rq} ，具有 7 个种(r)的行及 8 个理化变量(q)的列。从这一矩阵和那些具有相应接近表 6.6 及 6.2 的数值的 \mathbf{A}_{rr} 及 \mathbf{B}_{qq} ——记住同时可得到两个变量集的仅是 272 个样本——可以计算出表 6.26 的本征值。Marriott^[54] 给出这种相关的简单显著性检验，而通过这种检验，只有这些相关的首两个是显著的，虽然第三个接近于显著。作为一条极粗糙的“经验法则”，小于 0.3 的典型相关不太可能示出是显著的，但恰巧在这个数值以下的典型相关，通常值得考查看一下是否有

表 6.26 本征值及典型相关

数 目	本 征 值	典型 相 关	方 差 比 例	
			种	环 境
1	0.312523	0.559	0.25	0.24
2	0.111680	0.334	0.13	0.18
3	0.080338	0.283	0.16	0.19
4	0.044555	0.211	0.13	0.13

某种能加以解释的意义。

首 3 个典型相关阐明种中变异的 54% 及环境变量中变异的 61%。与例 6.1 中两个变量集组份的相关相反，典型相关分析给出一两个集的变异性，有多少可为它们之间的关系所阐明的直接测度——在这一例中相互关系的程度是惊人的高。

对于种及环境变量的换算的向量相应总结于表 6.27 及 6.28。相关性的第 1 个，在种的变量之中，对白櫻蛤的数量和 62.5 及 250 μm 之间粒子的百分数，以及氮的百分数给出最高

表 6.27 种 变 量 的 换 算 向 量

种	对 相 关 的 换 算 的 向 量		
	1	2	3
Y ₁ 白櫻蛤 (<i>Macoma balthica</i>)	1.000	-0.326	-0.230
Y ₂ 櫻蛤 (<i>Tellina tenuis</i>)	-0.067	-0.431	0.016
Y ₃ 蟹螺 (<i>Hydrobia ulvae</i>)	0.012	-0.474	-0.674
Y ₄ 螺贏蠅 (<i>Corophium volutator</i>)	0.146	1.000	-1.000
Y ₅ 沙蚕 (<i>Nereis diversicolor</i>)	0.194	0.007	0.725
Y ₆ 沙蠋 (<i>Arenicola marina</i>)	0.067	0.786	0.964
Y ₇ 齿吻沙蚕 (<i>Nephthys hombergii</i>)	0.007	-0.910	-0.099

的权数。相关的第 2 个，螺贏蠅及沙蠋的数量与齿吻沙蚕的数量，对比白櫻蛤、櫻蛤及蟹螺的数量较少。这种对比主要与

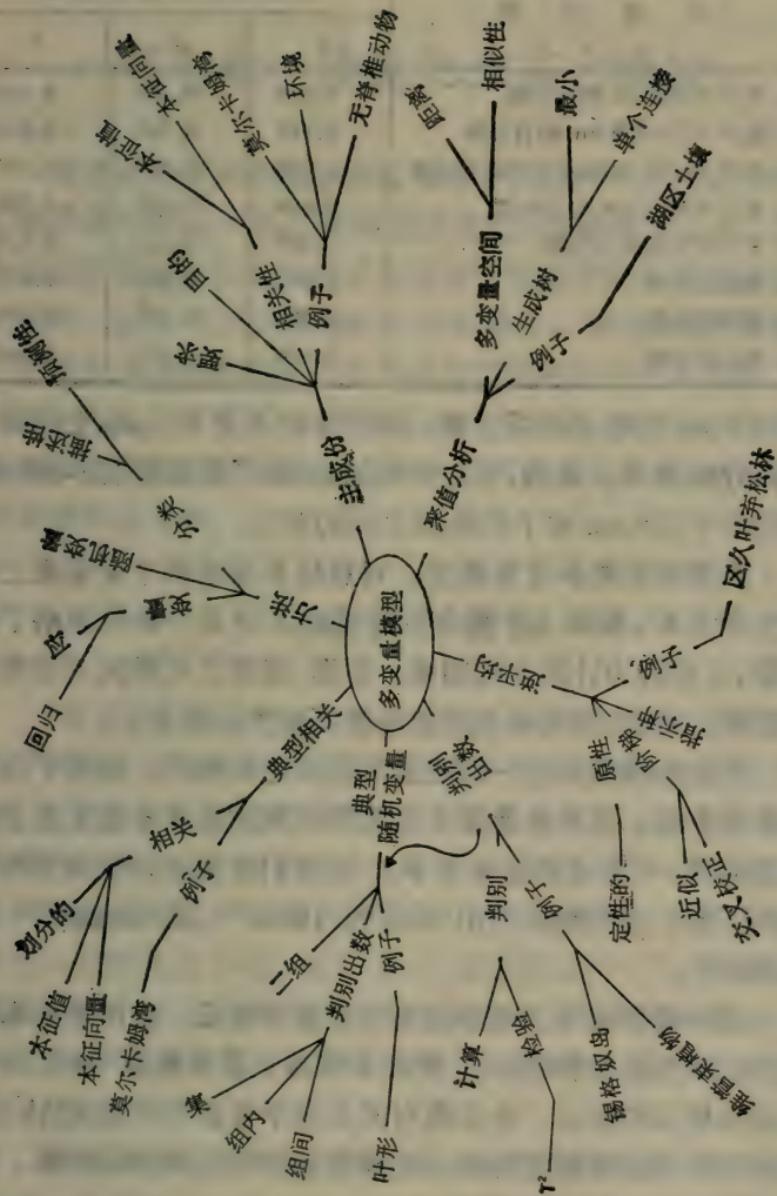


表 6.28 环境变量的换算的向量

环境变量	对相关的换算的向量		
	1	2	3
X ₁ 粒子>250 μm 的百分数	0.060	0.253	0.104
X ₂ 粒子 125—250 μm 的百分数	0.913	0.765	-0.616
X ₃ 粒子 62.5—125 μm 粒子的百分数	1.000	0.720	-0.997
X ₄ 粒子<62.5 μm 的百分数	0.666	1.000	-1.000
X ₅ 在 550°C 烧失百分数	0.015	-0.126	0.124
X ₆ 钙的百分数	0.052	0.105	0.039
X ₇ 磷的百分数	-0.005	0.062	0.174
X ₈ 氮的百分数	0.936	-0.023	0.160

<62.5 μm 细粒子的百分数, 同时与 62.5 及 125 μm 之间粒子的百分数相关。最后, 第 3 个相关, 比较了螺羸蠛及沙蠋的数量与小于125 μm 粒子的缺如之间的对比。

典型相关的多变量模型, 对总结及探求两个变量集之间的复杂关系, 提供了一种有力的技术。这是一种被忽略了的模型, 主要因为计算上的困难。然而, 现在已可得到对这些计算的有效算法, 因此再继续忽略就不能加以原谅了。

多变量模型的这一综述必然是极为概括的, 而关于这种有潜在价值, 直接涉及很多生态学问题的基本多变量性质的这类模型, 可叙述的还多得多。读者们希望对这些模型作更多的了解, 会找到其它由 Seal^[70]、Harris^[32] 及 Kendall^[41] 所给的例子。

这些模型利用了观察值矩阵的数学性质, 而考虑到那些矩阵的固有结构和划分。像在某些其它数学模型一样, 我们以动态模拟的自由, 来交换对某类数学性质和特点的认识。这种约束用比较肯定地深入到模型逻辑的见解加以平衡, 而作为对真实性的一种近似。

(郎 所 译, 陈灵芝 校)

第七章 最优化及其它模型

本章是综述对系统分析在生态学的应用中可能应用的主要数学模型的末一类。这将是比其它各章较短的一章，因为所描述的模型一般认为是不太适合于生态学的，或是新近才发展的，因此，还未达到它们全部的潜势。然而，对于系统分析学者来说重要的是要认识到模型广阔范围的可能潜势，同时应记住在本章所描述的模型，还处于问题正在解决的阶段。如果本书将来再版的话，该是本章最可能需要扩充，并包括新的发展和应用的。

1. 最优化模型

“最优化”是一个颇为粗糙的词，最初从英文中想像出来用于描述，通过对规定限度内可自由变动的某些变量安置数值，求出某些数学式或函数的最大或最小值。如我们始终希望求出一最大值，我们可称这个过程为最大化——一个勉强比较可接受的词。相更迭的，我们也许希望求一最小值而描述这一过程为最小化。数学上，这些更迭词的一个，常常可能转成另一个，因此有着某种逻辑认为这两个过程是一样的，自然也包括“最优化”。如果在文理上是不通的，但在逻辑上还是不错的！

自然，几乎在本书迄今我们所考查的所有模型，都可用于搜寻一最优值或一最小值。这是否是一种模型明智的应用，该完全取决于问题的上下文，但会有很多场合，我们会需要探

索能否通过改变环境或改变管理方法，而增加某些生态系统输出的可能性。事实上，应用模型的主要原因之一，就是应该能看到这种变化的后果。

例如，在我们的酵母混合培养的增长动态模型中，为了决定酵母细胞最大产量，我们可能十分希望求出两个种开始数量的最佳组合。同样，我们可能希望对两个种是高的结合收获，而求出大麦和燕麦理想的开始混含量。通过我们的试验测定了模型的参数，我们然后就可能进行对模型的进一步试验，以测定这些组合。

在矩阵模型中，我们可以几种不同的年龄结构和收获率进行试验，以测出某些目标函数的最优值，尽管事实上矩阵方法本身规定，对某种开始条件的稳定状态和收获率。同样，随机模型对这类试验提供有兴趣的机会。例如，有兴趣的读者，也许高兴测定暴露的日数、湿度含量和温度对 87—89 页那一些例子的枯枝落叶层中摄氧是最大。同样，也可能有兴趣研究高位泥沼模型转移概率的变化，对任何区域保持在某一状态下时间长度的影响。

最优化在多变量模型中或许比较难以想像，而至少在一种意义上这些模型已经找出了规定各种关系的最优条件。例如，在判别中判别函数表示在二先验组之间给出最佳（最优）判别的原始变量的线性函数。同样，典型相关规定了具有最高相关性的两个随机变量集的线性函数。

然而，我们可能希望用公式表示我们的模型，为的是有利于关键性变量的最优组合，而这种公式的基础数学，是在早期数学技术对实践问题的应用中，即现在所谓的“运筹研究”或在北美，所谓的“运筹学研究”，颇为独立地发展而来。甚至还要混淆，在“编程序”（Programming）一词给用于电子计算机书写指令的描述之前，笼统的一类解法给称做“数学规划”

(mathematical programming)。现在大多数数学规划和电子计算机密切联系的事实则更加混淆。

数学规划所描述的最简单的形式称做“线性规划”(linear programming)。在这种模型中，我们以一线性目标函数开始：

$$Y = a_1 x_1 + a_2 x_2 + \dots + a_n x_n = \sum a_i x_i$$

而我们希望使这一函数成为一最大值或最小值，而受到本身亦作为线性函数表达的一种或多种约束，虽然，开始这些约束可能是不等式，即

$$b_1 x_1 + b_2 x_2 \geq z$$

常常有 x_i 个可能为负的隐约束。

在只有两个变量的场合，这一类的最优化问题可能颇为简单地由图解法解出。对于两个变量以上，问题就迅速变得比较困难，而通常的解法就是所谓的“单纯形法”。本质上，约束中的不等式通过引入某些外加的“松弛变量”而首先消去。然后求问题的任何可行解，同时，一旦求得这一种解，即进行迭代尝试以“改进”解，即，通过在变量的数值上作出小的改变，使它移向更接近目标函数的规定的最优。这一迭代法继续直到不能作出进一步改进为止。

最优化模型的优点之一，是它们始终阐明问题的两个重要方面。解给出目标函数是最大或最小所必需的该函数变量的数值，取决于问题如何定义。然而，方法同时指示对目标函数改进的最优值所需松弛的约束。以这种方式，实验者可更仔细地考查他的问题的定义，而特别是在目标函数中他的变量系数的估计量和约束的性质。如果他发现估计量可加以改进，或约束松弛，他也许可能求得一甚至更佳的解。

和前面一样，一个简单的例子，或许是演示模型结构和解的最容易的方法。

例 7.1——最优捕食者策略

Chaston^[10] 提出了一个能够立成一线性规划模型公式的简单生态学问题。他假定存在一种捕食者，而在生境 A 有一巢穴，和两个相应位于地区 B 和 C 的可能食物源 x_1 及 x_2 。走到区域 B 和 C，并带回一单位食物所取的时间，相应被估计为 2 分钟和 3 分钟。然而，在生境 B，捕食者化 2 分钟捕获一单位 x_1 ，而在生境 C 则仅花 1 分钟捕获一单位 x_2 ，一单位 x_1 的卡值估计是 25 焦耳，而一单位 x_2 的卡值是 30 焦耳。

如果我们现在加上捕食者每天不可能超过 120 分钟用于从巢到二生境之一来回行走，同时不可能每天化 80 分钟以上搜寻食饵的约束，我们就有了一个经典的线性规划问题。这些约束可写作不等式

$$2x_1 + 3x_2 \leq 120$$

对于行走时间，及

$$2x_1 + 1x_2 \leq 80$$

对于搜寻，加上隐约束

$$x_1 \geq 0 \quad x_2 \geq 0$$

由于捕食者不可能捕获任一种的一个负数。受到这些约束，我们使目标函数最大化

$$z = (25x_1 + 30x_2) \text{ 焦耳}$$

把我们的注意力集中到约束不等式，对于这一特定问题颇为容易的可求出一图解。关于行走时间的约束保证，如 x_1 为零， x_2 有一 40 单位的极限值。同样，如 x_2 为零， x_1 有一 60 单位的极限。于是 x_1 及 x_2 的可能极限组合可作为一连接两点 $(x_1 = 60, x_2 = 0)$ 及 $(x_1 = 0, x_2 = 40)$ 的直线表示于图 7.1。相同的推理可应用于搜寻时间的约束，这保证，如 x_1 为零， x_2 有一 80 单位的极限，而如 x_2 为零， x_1 有一 40 单位的

极限。于是 x_1 及 x_2 的可能极限组合，可作为一连接两点 $(x_1 = 40, x_2 = 0)$ 及 $(x_1 = 0, x_2 = 80)$ 的直线表示于图 7.1。

对问题所有的可行解，位于图 7.1 中为 O, P, Q, R 所规定的空间之内，而目标函数的最大值该是箭头所指方向距二轴原点最远之点。这一点与 $x_1 = 30$ 及 $x_2 = 20$ 的值相符，

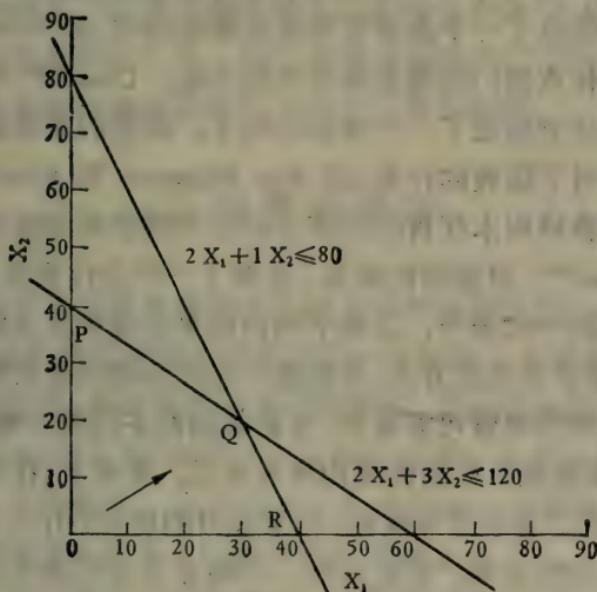


图 7.1 简单线性规划问题的图解

因此目标函数的最大值由下式给出

$$z = 25x_1 + 30x_2$$

$$= 25(30) + 30(20) = 1350 \text{ 焦耳}$$

读者可能希望检验松弛一个或同时两个约束对这一目标函数的影响，记住最优化中最大的兴趣，是在于能鉴定所需松弛的约束，为了要求一甚至更佳的解。

自然，这个例子是一个极简单的例子，而图解法通常只当在目标函数和约束中有两个变量时才能应用，虽然当有几个

约束时常常可能求这些解。然而,对于线性规划问题的解,存在着明确规定了算法语言,特别对那些应用而可立成运输问题公式。有兴趣的读者会找到一本 Vajda 所发表简单的线性规划引论。

有很多生态学问题的例子也许可作为线性规划模型来表达。这些问题的大多数应和农林业中自然资源的管理有关, Wardle^[90] 提出了一个森林管理线性规划研究,而 Fornstad^[23] 描述了瑞典林业部门的线性规划计划系统。Olssen^[59] 对农业企业增长的研究描述了一个类似的例子。模型的最有趣的应用之一就是对于研究的计划,而 Van Buijtenen 和 Saitta^[86] 描述了某些对森林树木抚育的经济分析应用线性规划法的初步尝试。Russell^[67] 根据线性规划,发展了一种迭代系统,供选择科研项目的一代表作,以致于科研成果会提供社会潜在的力量,以改变农业系统方式,并期望引起社会福利最大改进。

线性规划尽管可能有用,容易看到很多问题将难以(或不可能)依据线性目标函数或约束来表示。事实上,在目标函数或约束,或二者中的非线性,在求确当的解时,引入了水平十分不成比例的困难。因此,同样,问题立成公式确实在能被分配的某些特定资源单位的总集大小上强加限制。因此,有一个十分发达的非线性规划理论,虽然较少的生态学模型。曾大量引用过这一理论。Van Dyne 等^[87],总结了在自然资源管理中少数重要的最优化技术的应用,并介绍了某些可能的需要。

某些大的最优化问题可重新立成一系列,按时间或空间顺序,或二者排列的较小问题的公式。为了减少求解计算的力气,这种重立公式常常是合乎需要的,虽然必须注意要保证子问题的最佳解和接近整个问题的最佳解。这种在很多阶段的每一阶段寻求最佳解被称为“动态规划”(dynamic

programming)。这些模型的数学常常是复杂的，由于这个缘故，在生态学中只有比较少数几个成功的例子。Hilborn^[33] 描述了测定鱼类混合群的最优捕获率随机动态规划的应用。Watt^[91] 曾建议在决定害虫防治策略中应用，而Schr eider^[69] 描述了一个包括在林业中整个生产过程，从树的幼苗到原始森林工业一种或多种最终产物的一个决定投资的模型。

有兴趣想了解更多有关最优化的读者会发现 Converse^[13] 的书是一本有用的引论。除了最优化理论的广泛研究之外，该书包含某些卓越的通用的 BASIC 计算机程序。

2. 对策论模型

与数学规划模型密切有关的是根据对策论 (game theory) 的模型。这些模型所描述的最简单一种称做二人零和对策。这些对策特征是，具有两组所代表的影响，其一可能是自然或某种其它外力，以及是“封闭的”，在意义上是一人在对策中所输的另一个必然赢得。这个理论可扩展到多人非零和对策，但这种扩展完全在这本入门教科书的范围之外。

这里所涉及的对策种类中，分析集中于一表示二对策可能采取的策略，和这些策略所有可能组合后果的简单矩阵。作为这种矩阵的一个举例，表 7.1 示出一个记不住某一天是否是他妻子生日的人的可能后果！他有两种可能的策略，就是，他可能负一束鲜花或他可以不带花回家。自然也有两种策略，即这一天或者是或者不是他妻子的生日！

表的主体中的数字示出对于两个对策者策略的每一组合对策对丈夫的数值。如此，如果丈夫不带花回家而这一天不是他妻子的生日，对策的数值对他是零——他既不输也不赢。如果，相反，他没有带花回家而这天是她的生日，他就大输

(-10), 因为他忘记了他应该记住的某件事情。如果他带花回家而这天不是她的生日, 就有一次小赢——或许混杂着猜疑他做了某件不应该做的事情。如果他带花回家而这天正是她的生日, 赢得就略大 (1.5), 因为他记住了某件他应该记得的事情。

可以指出这一对策, 具有某种在对策论中所谓的一个“鞍点”(saddle-point)。简单地说, 当行的最小值愈大, 就等于列的最大值愈小, 这个对策有一鞍点, 而对策者始终应该采取由交点所指示的纯策略 (pure strategy)。在这一对策中, 丈夫始终应该带花回家!

找出和鉴定鞍点是对策论的一重要之点; 而一矩阵随机所选择的机会, 该包含这样一个鞍点, 就是对小的矩阵要高。然而, 在无鞍点出现的场合, 可以示出对策应通过采取一种混合策略来进行。这意味着应用二个或多种策略来对策, 而每种用以对策的策略的概率可从矩阵加以计算。对于对策进行的每一个体时间, 策略的选择应是随机的, 但对有关策略则以固定概率。

自然, 显然反对把自然认作是一个恶意的对手寻求把人类, 或动植物对手的成果减至最小。然而, 在我们还未充分了解关于机体的反应, 或我们的环境的情况下, 来选择至少平均将产生最高后果的策略, 选择一种保守的策略组合, 在意义上就是把自然可能采取的最坏策略所能带来的为害减至最小,

表 7.1 对于“妻子的生日?”问题的对策矩阵示策略及后果

		自 然	
		不 是 生 日	是 生 日
		0	-10
丈 夫	空 手	0	-10
	花	1	1.5

可能是有某种好处的。

上面所引用的例子取自 Williams^[95]。这本书是一本对策论的卓越引论，以一种有趣而幽默的方式写成，而具有丰富的实例：下面简单的生态学例子就是在这本书的修订版中所示。

例 7.2——钓鱼和取食策略

一种表面取食鱼类，主要靠三种具翅无脊椎动物。这些无脊椎动物在水体表面不是同等普遍的。如果 3 个种被特定为 x_1 , x_2 及 x_3 ，它们的相对频率是 15 n , 5 n 及 n 。换言之，有 5 次 x_2 及 x_3 一样多，而有 3 次 x_1 及 x_2 一样多。

如一个垂钓者应用这三种无脊椎动物之一来钓鱼，把一个种穿在一个钩上，表 7.2 示出后果，从鱼的观点上，对有关所用诱饵对每一可能的取食策略。

表 7.2 钓鱼及取食策略的对策矩阵

策 略	垂 钓 者 应 用			
	x_1	x_2	x_3	
鱼类取食	x_1	-2	0	0
	x_2	0	-6	0
	x_3	0	0	-30

表 7.3 改变钓鱼及取食策略的对策矩阵

	垂 钓 者 应 用			
	x_1	x_2	x_3	诱 饵
鱼类取食	x_1	-2	0	0
	x_2	0	-6	0
	x_3	0	0	-15

可能指出这种对策矩阵没有鞍点，而垂钓者及鱼二者皆应用以 15:5:1 的比例或用或取食 x_1 , x_2 及 x_3 的同一混合策

略。对于鱼对策的数值是负的而等于 $-10/7$ ，指示，归根到底，鱼都将被捕获，但最优的取食策略将减少在任一特定时间被捕获的机会。

如果我们现在假定垂钓者转而应用一种可能被误认为 3 种无脊椎动物任一种的诱饵，但这可能加倍的引起鱼的猜疑。表 7.3 代表新的对策矩阵。新的矩阵仍然不具有鞍点，而对鱼的最优混合策略现在是以 3:1:0 的比率，吃 x_3 现在是太危险了！对于垂钓者，最优的混合策略具有 7:2:0:1 的比率，而他，同样，决不能应用 x_3 作为一种钓饵。对这种鱼对策的数值是 $-30/20$ ，这在原先的对策上是一种略微减少。

对策论模型代表一种解决策略问题的，一个有趣的和至今很少探索的更迭方法。扩充到更复杂的非-零-和对策及到多人-对策，在其中对策者之间可能形成的结合，代表着一个应得到更多注意的研究领域，特别在有关环境影响及环境计划评价的生态学研究之中。

3. 灾变论模型 (catastrophe Theory Models)

灾变论是数学拓扑学，应用到有 4 种基本性质，即双峰性、不连续性、滞后性及发散性系统的一个卓越的发展。双峰性指系统具有两种（或更多）状态之一的特征，而不连续性的特性意味只有较少的个体或观察值落于二状态之间。机体典型分成雌雄，就是说明双峰性和不连续性的一个好的例子。偶尔存在着性别不能决定的个体，并不太妨碍两种状态的识别，但理论上暗示着两种状态之间的某种不连续性，以致于任何个体将容易地仅置于一种范畴。不连续性同时也指示和某些其它变量中，包括时间，一个小变化相联系的状态或特性中任何大的改变。当一个系统对一种变化着的刺激，有一明显的

延滞反应时，即出现滞后性，而典型地当刺激增高时，对刺激的反应遵循一种途径，当它减小时则遵循另一种途径。

发散性是一种更难描述的性质，但具有近处的开始条件发展到广阔分开的最终状态的特征。在这些模型对种群动态的应用中，例如，正在十分严密规定的阈值上下的开始条件，常常分歧成极其不同的最终状态。

灾变的最简单种类例举于图 7.2，这代表着所谓的折迭灾变(fold catastrophe)。开始时，这个系统是在折迭流形的下分枝的点 A 上。当变量 p 增大，变量 x 也增大，以致系统经点 B 直到它达到点 C。在这一点，变量 p 越过奇点 S_1 ，而系统作一“灾变”跳跃到流形的上枝于 C' 。变量 p 进一步的增高把系统带到并超过点 D。

然而，如变量 p 开始下降，系统继续遵循流形的上分枝经 E 到 F。在 F，变量 p 越过奇点 S_2 ，而系统作一“灾变性”回转到流形的下枝于 F'。此后，变量 p 中的进一步改变把系统移

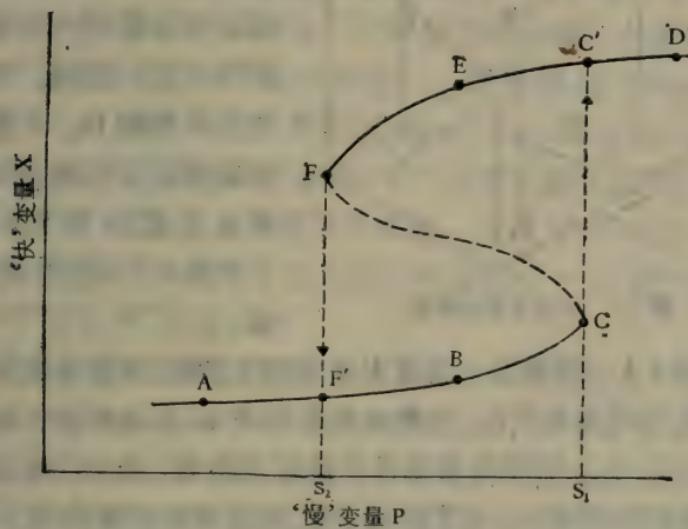


图 7.2 折迭灾变的图像

向 A 或 B 直到它再次越过奇点 S_1 。

简单的折迭灾变充分地阐明了由折迭流形的两个分枝所代表的，双峰性的性质，和由在奇点 S_1 及 S_2 从一分枝到另一分枝的突然转移所代表的，不连续性。滞后性则由在越过一奇点之后遵循一不同的回转途径的性质而阐明。或许应该注意到只要 x 在 p 上的投影中有一折迭奇点，有关 x 到 p 函数的特定形式是不重要的。相当于折迭灾变的最简单的多项式是

$$f(x:p) = -(x^3 - x + p)$$

比较复杂的尖点灾变(Cusp catastrophe)阐明于图 7.3。这一系统假定由一取决于两个变量 p 及 q 的变量 x 所代表。因

为折迭是在代表 x 对 p 及 q 相依性的表面，系统的特性按 p 及 q 的值而变动。例如，如果 p 从 p_1 走到 p_2 ，系统从 A 移动直到它碰到奇点，而然后在它移动到 B 前作一灾变跳跃到下表面。然而，如果系统从 C 移到 D， P 值的一类似变化并不遇到奇点。奇点是否给碰到，取决于 p 及 q 二者的相对数值。

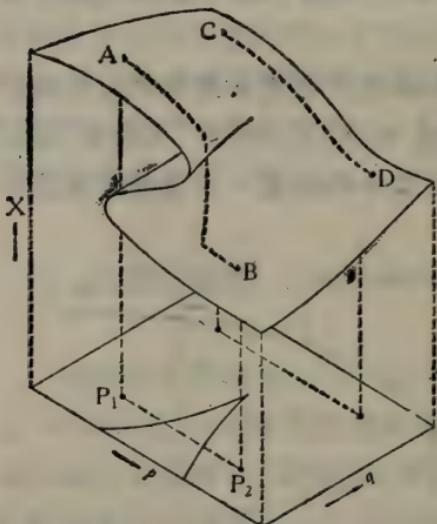


图 7.3 尖点灾变的图像

图 7.4 例举出一尖点灾变中的发散性，这里系统示于两个相近的状态 E 及 F。如果 q 的值被减小，系统相应平稳地移至点 G 及 H。即使两条途径开始任意接近，同时二者在参数 q 经受同样的变化，它们终止在广阔分开的最终状态。因为尖点的存在，两种变化的途径分歧，EG 的途径终于流形的上

叶，而 FH 的则终于流形的下叶。

任何人希望找到一本简单的，但全面的，灾变理论对生态系统应用的引论，莫过于读一下 Jones^[40]的报告了。除了对灾变理论提供一简单引论，并规定对其应用所要求的主要条件之外，他例举了建立加拿大东部云杉卷叶蛾幼虫的模型中应用这个理论。

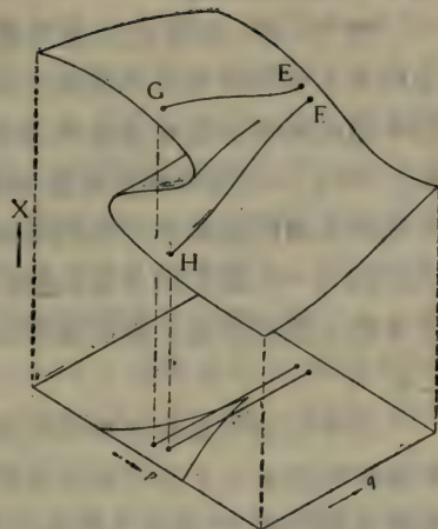


图 7.4 尖点灾变中发散性图像

例 7.3——荷兰榆树病

作为一个有趣的，但是高度推测性的，灾变理论模型可能应用的例子，我们可考虑在不列颠荷兰榆树病的大暴发。这种疾病引起榆树的顶梢枯死和死亡，是由真菌 (*Ceratocystis ulmi*) 所引起，而为棘胫小蠹属 (*Scotytus*) 的小蠹虫从一树传到另一树。在不列颠这个病害在 1927 年首次被认识，虽然在这个时期之前，它差不多肯定是存在的。自从 1927 年这一病害曾有几次严重的大暴发，在这段时间显然从一个“地方病”变成一种“流行病”状态了。

最近的研究已提供证据，而至少该病目前的流行暴发是由于 *Ceratocystis ulmi* 的一种侵袭性的系，同时推测该病显著的区域性分布，是在不同地点分别地引入侵袭性系的结果。略微受影响的树，特别在远离主要病害中心的地区，被想像具有非-侵袭性系，而在前一次流行病衰落之后形成 *Ceratocystis*

然而，另一种更迭的假设是，大部份感染榆树的死亡，以及侵袭系的存在都是病害流行状态的反映，而这些又和棘胫小蠹的种群和每单位面积榆树的密度相关，就像图 7.5 那样。对于一次流行病发生的典型途径在 A 开始，而有着每单位面积大量的榆树和甲虫的低种群密度。如甲虫种群增大，或许因为一次温和的冬季，途径与折迭奇点于 T 相交，而然后在 B 进入流行状态，同时呈现出侵袭系及感染树的大部份死亡。

从 B 的途径具有两种绝然不同的可能性。如果每单位面积榆树的数量由于流行病而大量减少，或由于择伐，而甲虫的数量也同时减少，病害平稳地回到地方病的水平。然而，如果甲虫种群，在每单位面积榆树数量大量减少之前，由于处理或由于不良条件，而迅速减少，疾病的途径又被带回越过尖点，

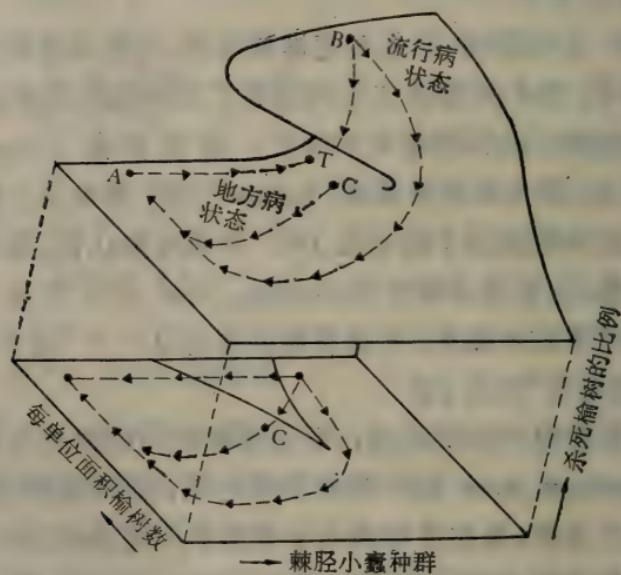


图 7.5 荷兰榆树病的灾变论模型

而在C跃回到流行水平,为折迭的范围而延滞。

迄今对于棘胫小蠹种群的变异发表过比较少的证据。Gibbs 及 Howell^[27],然而,曾给出英国南部乡村中每平方公里榆树数量的估计量。以及在 1971 年感染榆树的比例和严重致病榆树比例的估计量。如果我们把感染榆树的比例认作是甲虫种群数量的一个大致测度,就可试作一灾变假设的初步检验,而对每 km^{-2} 少于 200 榆树及多于 200 榆树 km^{-2} 的乡村,严重发病榆树及感染榆树比例之间的关系作图于图 7.6。数据与在 100 及 200 榆树 km^{-2} 和 10% 榆树感染之间某处点上,有一尖点的流形的假设,并非全部不相一致。然而,显然要检验假设该必须进一步的数据和分析。

灾变论模型自从它在 1970 首次被提出以来,曾吸引过不

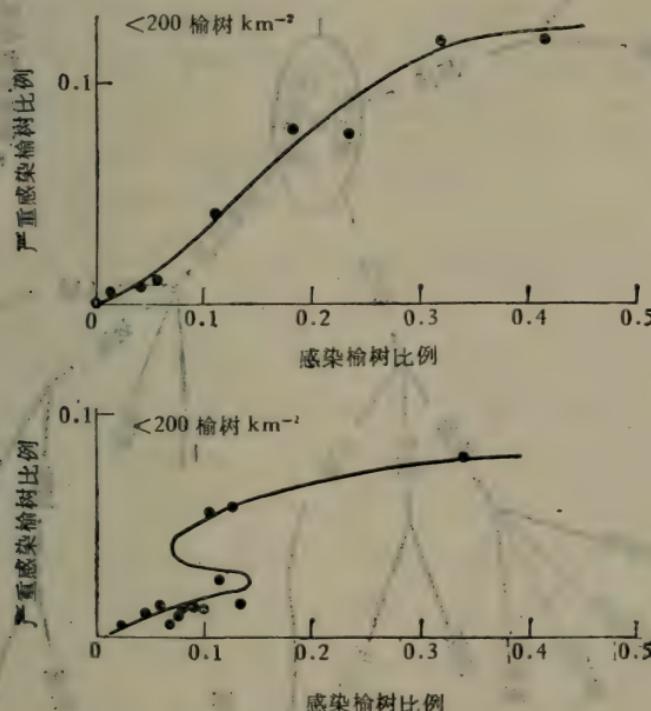
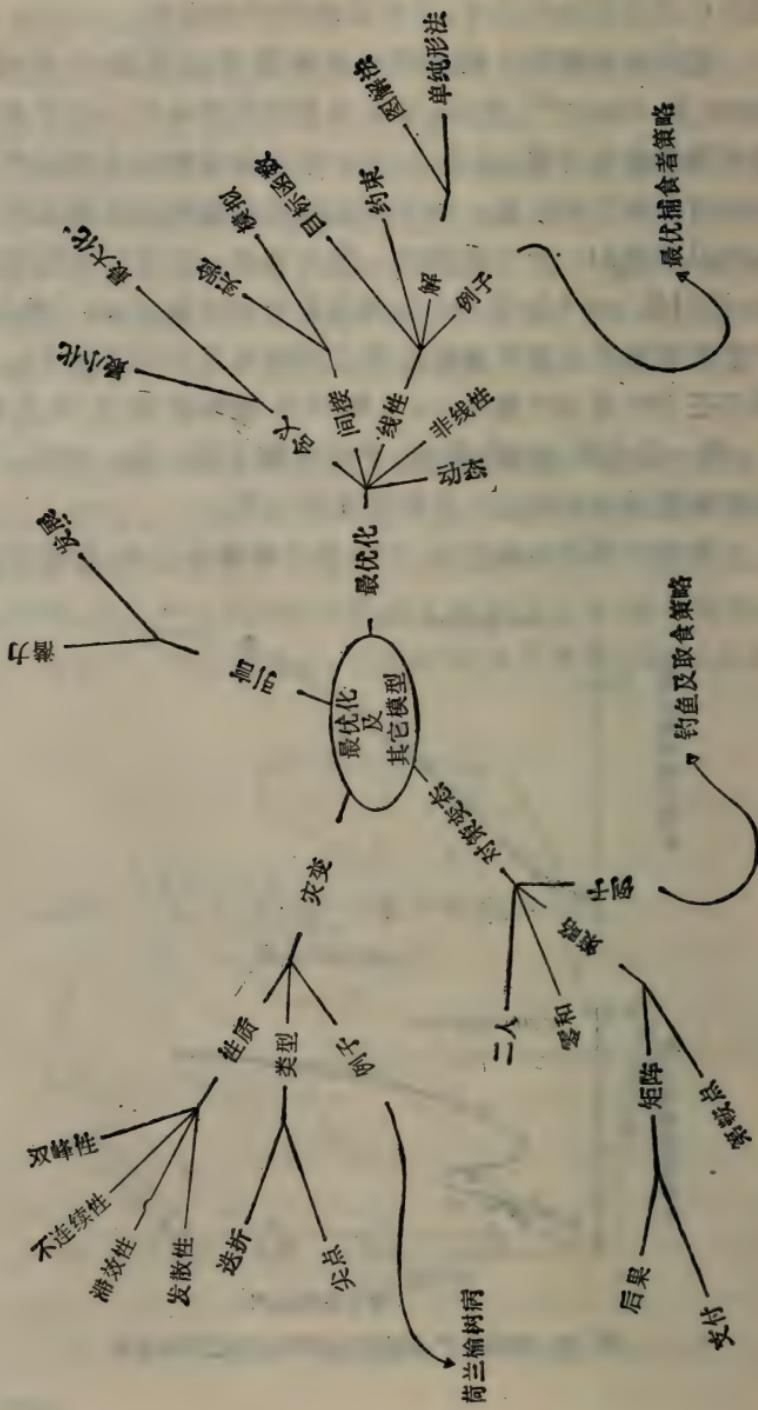


图 7.6 感染和严重感染榆树的比例之间的关系



少的兴趣和注意。这些模型具有大量的推理和形象感，但对高度多变量情况则不易应用。同时，从生态数据估计流形的参数也有着要克服的严重困难。然而，在今后数年中我们差不多肯定会看到模型的进一步发展和应用。

这一节结束了我们对系统分析对生态问题的应用可得的各类主要模型的综述。任何，或所有的，模型种类可能适合于某一特殊问题，而在供选择的解法的创建阶段，至少以一种初步的方式探求尽可能多的模型。在下一章，我们要比较详细地看一下建立模型方法本身。

(郎 所 译，陈灵芝 校)

第八章 建立模型方法

在最初几章，我们对系统分析和数学模型的应用的基础理论已下了定义，同时我们已综述了数学模型的某些种类，这些模型予以解决生态学的问题。然而，基础理论和某类模型的例子，仍然远离数学模型对真实问题的实际应用，而在本章，我们将讨论，系统分析者必须理解问题和走向解决问题所用的实际方法。数学可能是一门严谨的科学，但如我们将要看到，数学对真实-世界问题的应用涉及一种需要高度直觉、实践经验、想像和只能称之为“本能”的过程。像通常情况那样，当问题本身比较不确定时，就特别需要这些性质。

1. 定义和界限

如果我们遵循在第一章中所鉴定的系统分析的阶段，我们的第一个任务，问题的存在一旦已被认识，是对问题作出定义和界限。事实上，在所有时间我们研究工作的主要注意焦点应该就是这种定义和界限。只有以这种方式，我们才能保证我们必须调度的有限研究资源，将被正确的分配而不致散布到与我们打算要论述的问题和对原始论述无关的活动中去。虽然科学家有一强烈的传统，坚决主张他们的工作应不受关联性和实践需要的束缚，系统分析并不属于该种传统。

然而，重要的是要强调我们问题的定义及界限，不可能一次尝试就正确(或甚至在第 n 次尝试！)，而因此，要一步达到完整是没有必要的。主要是作出一个开端，最好方向正

确,但如果我们随后发现我们需要改变方向,只要我们有所准备,同时只要我们已经建立了必要的精神力量,来坚持我们的主动性和动向,就很少会有所损失。

我们的生态系统描述,通常该需要受到空间、时间和对它们必须作出决断的亚-系统的约束的限制。统计学家始终强调对于要作出推理的种群定义的必要性,而作为任何形式的实验或取样的准备,这一论点很自然地扩展到生态系统的建立模型。我们的模型打算便于对某些种群进行推理,而我们的问题开始的定义和界限,必须足够地明确来鉴别该种群。

这种困难的一个有趣的,可能是局部的,例子是联合王国所提供的对雾化煤灰(一种火力发电站的废产物)覆盖地区的处理研究。雾化煤灰(P E A)差不多是一种惰性物质,含有极少或不含有有机物,所含不同数量的元素则对动植物生命有害。由于生产的生态系统被这种物质覆盖达到几米厚,我们涉及的是发展能在 P F E 上生存和发育的新系统。各种形式的处理和管理的实验,该必须集中在为 PEA 覆盖最早的地区,但从这种研究得出结果的后述地区的关系将是有疑问的,如果,看来很可能,工业过程或其原料随时间而变化着。在这一事例中,生态系统在空间和亚系统内,但非时间上,给以定义和定界。通过施肥或有机物质,或作为表面覆盖或加于物质的表层,和引入蚯蚓及其它无脊椎动物的这样一种生态系统重建的系统分析,因此,该要一个序贯的组份,来检验早期对后一种物质研究结果的可应用性。天气及气候周期对破坏了的生态系统重建处理的可能影响,在研究设计上强加上类似的约束。对这种研究和对这些模型的序贯技术多年来是有效的,但极少加以应用。

然而,问题在空间和时间的界限,较之在模型中加入生态亚系统的鉴定通常是比较容易的,而结果也比较明确。国际

生物学计划(I B P)的很多研究项目，假设必须建立整个生态系统的模型，而因此无需给该生态系统的亚系统下定义。当企图作出最后综合时，发现在很多 I B P 项目中，在系统中有着不能为任何实验或调查结果所填补的主要空隙，而这些空隙常常强调由于缺乏任何预先的综合。I B P 的经验已引起很多生态学家怀疑对整个生态系统研究的必要，而把注意力集中到仔细设计的亚系统集。例如，在冻原生态系统的综合研究中，大部份的注意力集中在分解者及营养循环上，而作为环境影响对冻原作用的预测的一个基础。

2. 复杂性及模型

系统分析对生态学的应用是比较新的，而因此对于生态学模型的构成可得的指导极少。结果，未经检验的假设常常给渗入到模型的创建中，而在模型中所包括的最适亚-系统的数目，则难以在一个确定的和可接受的准确水平上预先决定。可以争辩说愈复杂的模型，愈能准确地阐明在真实系统中的复杂性，但是，尽管这个论点在直觉上可能看来是正确的，要考虑到还有某些其它的因素。例如，复杂性愈大导致准确性愈大的假设，曾通过分析伴随着模型预测的总不可测性而加以检验。一般，把系统抽提成少数亚-系统，所造成的系统偏差与复杂性成反比，但不可测性由于在模型内个体参数的测量误差而有一相联系的增高。当增多的参数数目被加到模型时，这些参数必须在野外和实验室实验中加以定量，而参数值的估计量决不是没有误差的。如果这些测量的误差给带入一个模型内，它们就有助于从模型得出的预测的不可测性。由于所有这些原因，在任何一个模型中，减少所包含的亚系统数目，有着极大的好处。

然而，某些生态学家在生态系统的动态中，曾强调生态小生境结构的重要性，而认为一个忽略种的差异的生态系统模型，在其动态中冒着忽略重要成份的危险。除非情况允许，把简化模型和生态系统一个代表性范围所观察的特性直接比较，简化模型的接受性，应该根据一个完全考虑到生物多样性的更迭模型特性的偏差，证明对所提出的目的是可略而不计的。在系统及所包括的种的选择中，复杂性和简单性之间的折衷方案，该是一个系统分析者在任何一个实践应用中将面临的最困难的问题之一。如上所提示，他不可能在他的第一次尝试模型的定义和界限中就会正确。

3. 影 响

或许甚至比亚-系统复杂性水平需要定义还要重要的是，需要对系统所作出的影响下一定义。没有一种模型或科学研究能够尽可能地预见全部的，或即使是大部份的，生态学影响，同时任何研究对于管理措施和影响的关系，将需要一系列的假设来考核。理想的，研究的基本结构该能使各种因素的相互作用得到研究。在进行实验的场合，实验的设计可以这样的方式结合影响的析因结构，而影响的作用本身并不混淆不清。在实验中对于控制析因结构的很多措施，能使这些研究经济的和精确的完成。然而，即使不可能直接实验的场合，仍然必须列举有关的影响和对确定的系统取样，以致这些影响的作用，即使有可能，也不混淆不清。事实上，继续对不可能分开的两种或多种影响的作用进行研究，可能必要性不大。

这种困难的一个特别恰当的例子，在当前企图建立变异性和影响树木生长的酸雨浓度之间关系的模型中可以观察到。有可能在个体树木的生长中测量短期的波动，具有某些

困难，但，迄今生长的总变异性只有一个较小的部份在一个时期，假定一个小时，可以气候变量，包括温度、湿度、风速和蒸发等来解释。然而，当考虑到气候的变异性及树木的生长反应之间可能的延滞，简单的生长模型成为不显著就不足为奇了。然而，我们如果对这个模型加上酸雨浓度的波动，我们面临进一步的困难，就是酸雨本身和用以确定树木生长反应特征的同一气候变量密切相关。因此在一有限数目的生境上记录生长和气候，对于气候酸雨及树木生长之间的复杂相互作用，不可能提供任何有用的资料，除非能找出某些能分开气候和酸雨的混合作用的方法。

或许，关于大多数研究者现在甚至一开始就已经吓怕了的，问题的界限和定义开头的困难，已经提得太多了！然而，最好要面对整个问题的复杂性，而不是企图解决问题的某些次要部份，而然后假定我们已经解决了全部。系统分析者常常容易重犯的恶习之一就是抽出对它们求解方便的一部份问题，而然后假装他们所选择的部份就是整个系统。

4. 文字模型

首先进行了问题的界限和定义的尝试之后，大多数分析家于是将可能设法建立一个他们正在求解的问题的文字模型。我们早已讨论过这些模型的需要性，而事实上把文字描述称之为某类模型是确当的。然而，在从事某种数学解之前，如果数学家或是系统分析家尽可能地用简洁的文字写下他对问题的理解，而使这一描述和他所希望，最终应用他的系统分析和模型的生态学家和经理们相一致，是极少会有什么害处的。如果采取了这种简单的预防措施，可以避免随后很多的讨论。自然，系统分析家会怀疑仅仅是文字，是否能获得他所希望产

生的最终模型的精华，而生态学家也常常会感到疑惑给问题下定义的数学，是否比文字更好——然而，就是在这种相互作用的探求中，科学的研究的丰富内容将被表达，大部份的困难在于事实上与问题的解决有关的各类人，极少能自由地交流他们的想法，无论他们用文字、数学、图表，或只是用简单的直觉。因此，最好尽可能多的应用这些表达方式。

5. 解的产生

到目前，我们现在已能够列出可能供选择的解了。我们究竟应该求多少解呢？或许，除了建议未来的分析家首先写下他对同一问题所能想出的不同研究方法之外，对这一问题没有简单的答案。经进一步考虑，数学的或概念性的困难，会使得某些解看来很差，但供选择的解不应因这些原因而加以忽略，至少在最初。随后也可能发现很多供选择的解，所提出的资料是不可得的，或是不易收集的。同样，供选择的解也不应因为这些原因，过快地加以排斥，常常可能发现过去不了解存在的数据，实际上可得自某些未期望的来源，而必需的变量常常可从其它数据的第二次计算得出，至少作为一第一近似值。因此即使是最不可能的解，也应列于可能供选择解的首次检查之中。常常，对于可能的解只在反复思考几星期后，利用某种数学上便利的机会才变得明显——人脑工作缓慢而具有不可测的障碍和滞后！

一旦列出了可能的解，下一步是考虑这些解，可以一次结合成两、三种或更多种方式的途径。这些结合在系统分析的早期可能看来不可能，但应该不失去结合多样研究方法的机会，而同样，只有容使大脑经过某一颇长时期仔细考虑可能性之后，才会变得明显。事实上，实际的结合只在对几种模型开

始工作之后也许才成为可能。重要的需求是头脑中要准备好一个广泛范围供选择的解，和对它们的结合。

6. 假设

大体上，任何声称是科学的生态系统的研究，以及企图应用系统分析作为研究方法，要求问题的定义和界限构成能被正式检验的假设，即使该检验也只有从不能直接证实的一种或多种假设，经过一联串的演绎推理之后才能进行。假设可区分为三种基本类群，而将用于上面我们已经列出的各种供选择的实现。

- (1) 关联的假设，鉴别和规定与问题相关联的变量，种及亚系统。
- (2) 各过程的假设，在问题之内连接各亚系统，并确定强加于系统的影响。
- (3) 关系的假设，以及那些由线性，非线性和交互数学式形式表示的关系。

这三类假设可以完好地联接于一论证的形式链内，引向可用一张判定表就能总结的各个过程，在表上列举了为了要解决某一问题而必须规定的所有假设和假设的组合。判定表，对每一组合，也鉴别出保证问题正确解决，所必须采取的判断或作用。因为判定表对于列举一复合组的假设和各种必然的行动路线，提供了一种简单明瞭的形式，它们对于描述模型组份部份之间相互作用的条件，常常是理想的。在未控制事件可能干预的场合，这些技术扩展到列举某些行动路线的假设的必要组合，因此我们不可能肯定地进行预测或控制，曾经是目前判定分析研究的主要拉力。

关于问题定义及界限的形式假设对研究必要性的这种强

调，应该足以排斥系统分析就是某种形式的高级魔术的任何残留的印象，而从它所作的数学抽象和算法，无需仔细思考就可以使问题解决了！事实上，需要把假设写成公式因此它们就能够受到检验——通常借统计技术——其本身就是把主要研究力量集中在逻辑思考上而不是在计算，数学和计算机上。如果这种思想逻辑性不足。不管多大量的计算也不会从不可避免的失败中拯救模型，也不管演算的题目有多么乐趣。

7. 编制模型

我们现在到了系统分析家最高兴的分析阶段，即模型的实际编制，以及假设中所表达的各种想法的数学处理。数据将加以收集并仔细考察，以检验与假设公式的偏差。人工的或在电子计算机上绘制而成图以考察关系，确定这些关系是否是线性的、非线性的、或交互的。仔细检查现存的数据组有无远离的个体，同时将试用各种统计检验，很多检验有时在同组数据进行。对于非数学家，实际对于数学家本身，这种活动的大部份将看来像是“游戏”。应该明瞭，当这一阶段，大多数的应用数学家其本身该是一种彻底的享受，而会不愿意把它拉到接近原题，而在尝试各种供选择的解中甚至不愿回顾一下他已离题多远。他们甚至忘记了原题是什么，除非他们不时的参照文字模型，以及问题的定义和界限而被断然地提醒，对于探求研究主要目的外围的所有振奋人心的想法，该有着无穷尽的诱惑。有着各种各样的理由为什么某一时间，以某种连贯的形式总结出所有这一行动的结果以及评价后果，将是不合时宜的。对于数学家这是一种乐趣，而确实这应该是一种乐趣！

然而，必然有一个时候要对很多供选择的解作一选择，而

将它贯彻到问题最终的解决。根据各种原因，某些供选择的解将不加以考虑，或许数学变得太难，或许数据不可得，或许初步考察看来是一种好想法，当看到有关已有资料，以及对于原始问题的目的就不再确当了。不可避免的，两或三个，或许甚至仅仅一个，原始供选择的解和它们的组合，现在看来对原始问题的解是一种可行的方法。接下去是汇集研究的资源，再一次查核问题的定义和界限，由于当实际数学运算的主动兴奋阶段，这差不多肯定会已经有所改变，和汇集从所有这些计算得出的结论，制成曲线图，以及直率地顽强思考。现在我们必须接近或许是整个实践的最困难的阶段，就是系统模型的校验和有效性。

8. 校验和有效性

我们对假设公式的强调，将有助于澄清校验(Verification)和有效性(Validation)间的区别。虽然这两个名词的应用是不一致的，校验可被认作是模型的一般特性是否是所研究的生命系统的那部份的一个“合理的”代表，以及加入到模型中的机制是否与系统的已知机制相符的检验过程。因此，校验大部份是一种对建立模型成功与否的主观评价，而不是模型的基本假设的一种明确的检验。因此，在很大的程度上，当数学活动的热烈阶段，不可避免地还要进行某些校验，由于结果的“合理性”将是模型建立者判断他的努力成败与否的指标之一。然而，在模型的各个小部份是合理的，当这些部份给放在一起成为一个个体部份的复合体时，可能就不太合理了。反应及影响之间的相互作用，可能需要序贯的和析因的加以探求，以保证已包括了所有可能条件的整个范围以及，在问题和生态系统界限和定义的极限内，模型的行动，对于规定的目

的，与真实系统的行动方式大致相同。自然，我们必须小心，不要简单地因为一个模型进行与直觉相反的方式行动而就将它剔除。有大量例子解是和通常认为是普通常识相反的。因此，不应该简单地因为结果出乎意外就剔除一个模型。然而，在模型与进行研究的真实系统作完全不同方式行动的场合，最小限度，必须要找出对于不一致的某些解释。这就是校验的作用。

相反，有效性是模型的输出结果与真实生命系统的特性符合程度的定量表示，而是通过可用于测定模型精确性的，主要是统计学的，检验操作描述，而作出对基本假设的明确和客观的检验。在大多数系统分析的生态学应用中，这一有效性的过程几乎从未经过尝试，主要因为开始问题的定义和界限就不确当。有效性，在当真尝试的场合，典型是以一种直接和明确的方式进行的，主要通过在一组控制的或输入能测量的以及其它条件下，观察模型系统的行为，而然后和对模拟者的相应预测的观察相比较。当在所有处理条件所要求的极限内，观察值与预测值相符时，模拟者则认为是有效的。

这一方法有着几种已认识到的困难，其中并不是最不重要的，是从一有限数（典型是少数）实验所作一般性结论相联系的不肯定性。这种不肯定性，在我们可能企图预测与真实系统测量中所固有的随机波动或“噪声”同等量级效应的场合，在系统分析模型的有效性中有着特别的意义。在这种情况下，应用实验的统计学设计和分析的技术是有利的，同时对某一置信水准减少了所需的实验数，和指出测量及模拟效应的统计学意义。所幸，最近五十年中，对实验设计已发展了有效的技术，原先想用于真实生命系统实验的技术，而在检验这些系统的模拟者的特性中，现在证明是有价值的。这些技术的全面叙述当在本书范围以外，但具有兴趣的读者，在 Schatzoff

及 Tillman^[68] 及 Kleijnen 的文章中会找到有用的综述。

包括在模型的有效性中的最重要方面，是一次考虑一个以上参数的变异。可惜，很多科学的研究者所受的教育，是十分错误的，相信所有优良的科学工作的进行，一次只改变一个因子。如 R. A. Fisher 在 1920 年代所指出，这种研究决不能确当地研究两个或更多因子的交互作用。因此，差不多可以肯定，系统模型的有效性，将要求析因实验来测定在模型参数中各种水准的效应，以及在这些参数中变化的交互作用。在参数数量大的场合，只有包含这些参数变化的大量析因组合的某一些，极其复杂的实验设计才有用。与野外实验相反，在系统分析中对模型的实验是序贯进行的，因此序贯取样和序贯实验的很多形式，可能包括循环设计和反应表面评价，特别适合。在其它情况，对工业上试验工厂实验适合的技术，例如渐近操作，也适合于系统分析模型的有效性。在实验设计的标准教科书中可得到所有这些技术的优良叙述，即 Davies^[15] 和 Cochran 及 Cox^[12] 所著。

9. 灵敏度分析

在输入变量及参数中变化效应的研究，以及这些变化是否在模型的特性中产生大或小的变异，有时称之为灵敏度分析。理想上，刚企图建立模型，这种分析就应该开始，而构成上面称之为建立模型的“热烈阶段”的部份。模型特性对它敏感的参数，于是可作为仔细推敲和以后修改的主题，而然后可能需要进一步的实验工作或数据分析，以保证那些机制更精确地建立成模型。灵敏度分析，特别如在研究项目的早期进行，可能对于资源分配到研究计划各部份的决定大有帮助。

在模型特性中不肯定性也可为灵敏度分析而加以研究，因为对每一参数的了解实际不肯定性，可加以估计，在适合量级的实验变异，可审慎地引入每一轮次。对于大而复杂的模型，灵敏度分析和模型有效性检验，整个说来可能是一个长期和耗费的过程，但在基本参数的整个变异范围内，对于发现模型如何行动则是必要的，而以一个参数来研究变化的效应，倘若没有关于交互作用的数据时。

10. 计划和综合

作为系统分析技术发展的一个结果，以及电子计算机和电子计算机语言（下一章将要涉及的一个题目）的应用，现在已可能对具有很多交互作用组份的生态学研究设计和研究策略。跨学科的协作在很多研究计划中，越来越多地填补了学科训练和方法学之间的空隙。这些计划通常指向问题的解决，而在长时期中可能有关键的重要性，但在短时期中则只有有限的实践重要性。相反，管理机构由于短期的需要，对当前问题有限制的解决，而继续感到为难。而因此向着实用主义已经逐渐形成一种强烈地偏畸。为了有助于解决问题的新方法的发展，要求研究工作和管理的看法的综合和一体化，以结合研究工作的精确性和独立性，和管理机构的实用主义及紧急性。在生态学和其它领域中系统分析的经验提示，假设的公式化和数据的收集，以及初步研究的计划和执行与管理方案极通常地由不同的人员和不同的机构来进行。这些任务不确当综合，就造成了以下方面失去联系：

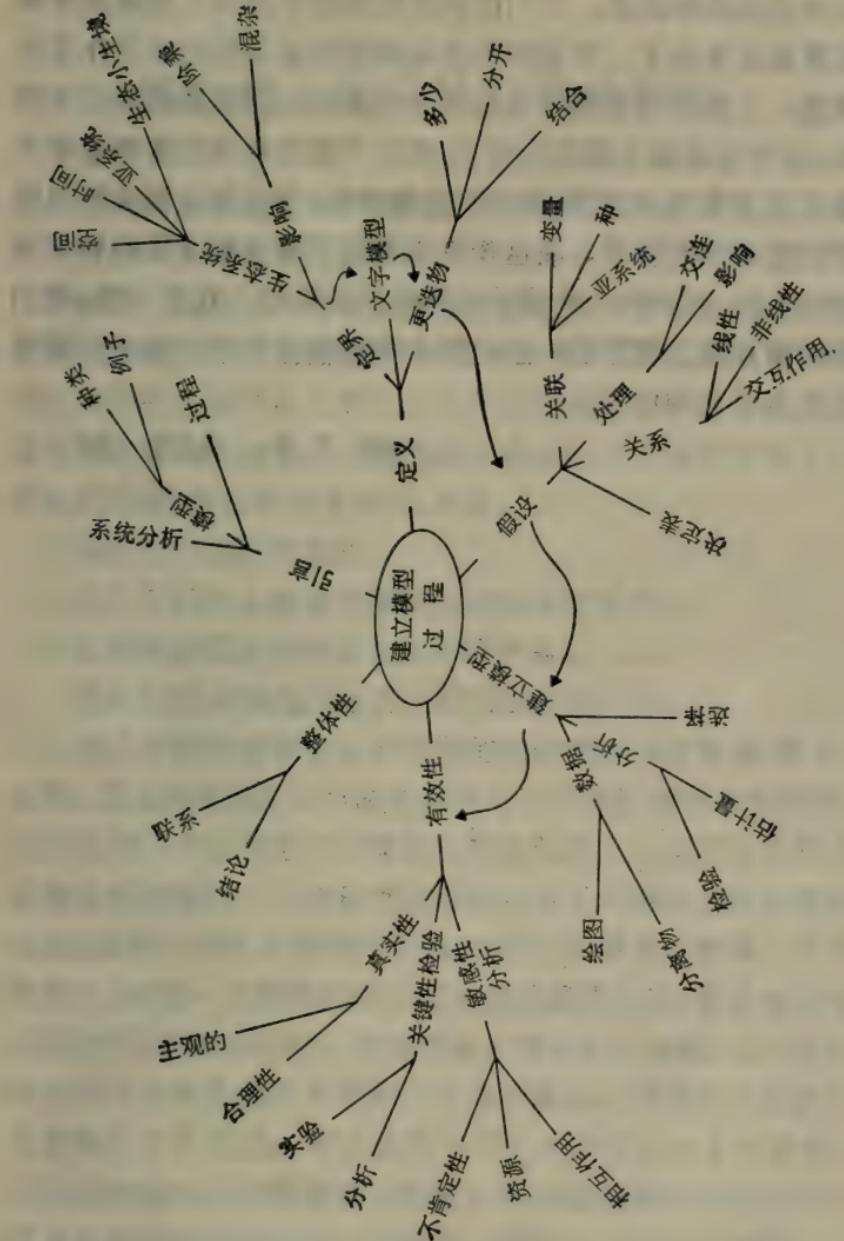
- (a) 取得数据的实验及模型的展开之间；
- (b) 模拟模型，全面系统分析和在管理实践中模型的执行，之间；

- (c) 据系统分析预测的考察和在管理实践中模型的执行之间；
- (d) 管理实践和新假设的发展之间；
- (e) 据初步研究结果的执行和新假设的发展之间。

模型的研制通常遵循一种多少标准化的格式，其中每一组份有一逐渐的部件分解，成为可更易于转换成研究活动的模块。通常可作出以下结论：

- (a) 可得数据的质以及因果途径的理解，特别当它们和生态学有关时，一般低劣。
- (b) 系统分析及数据收集必须发生一相互反馈，而决策者从中可得出最大的利益。
- (c) 系统分析中的训练对于强调一种广泛的，跨学科的，面向问题的研究哲学是有价值的。
- (d) 系统模型只能通过建立它们，和努力纠正它们的弱点而加以促进。
- (e) 系统分析的队伍必须是广泛跨学科的。
- (f) 不应用系统分析的研究，可能需要大量高质量的数据以及结果可能浪费。

本章只不过指出在建立模型的整个过程中的主要步骤。然而，每一个系统分析家和模型建立者，可能以一种略为不同的方式进行，而对发展的各个阶段加以不同的强调。我已试图强调整个过程是受，或应该受，问题的开始定义和界限所控制，而系统分析不是一类在寻求实际应用中的技术或方法。现有的方法，对于它们的应用，某些数学家已有一广泛的经验，而，显然有不同的选择和专业评价，而这就是系统分析家利用这些资料的目的，就像我们在解决生态学问题中，关于数学模型的工作方式那样。如我们已在本书早先看到，我们可能开始以人类脑海中可能堆有那么多的复杂性，试图给生



态系统下一定义，而然后求出这种复杂性的数学表达式。这种研究方法的缺点是，我们很快发现模型本身对于推理思考和运算是太复杂了。更迭的方法是接受把复杂性的水平作某种降低，这会容许在模型中利用十分发达的逻辑系统的数学便利，这种完成建立模型的过程，有时可能对外界的观察者看来是杂乱无章的，而特别是对于非数学家，但这种过程实际遵循着明显可辩的阶段，而这些阶段可用于指导极大量的科学和智力活动，而走向一个成功地和实用的结论。在下一章，我们将考察在建立模型的一般过程中和系统分析中，电子计算机及机器语言的作用。

(郎 所 译， 陈灵芝 校)

第九章 电子计算机的作用

虽然在系统分析中到现在还很少提到过电子计算机，我想，电子计算机的应用已暗示于最初几章系统分析的描述和模型类群，以及前一章建立模型方法的叙述中该是清楚的。然而，现在把注意力有意集中在电子计算机以外，以避免任何把系统分析区别于其它形式的实践研究和理论研究，认为就是电子计算机的应用。虽然如此，在系统分析中对于电子计算机的应用，有三种基本原因，就是：

- (a) 它们的计算速度；
- (b) 它们对大量数据提供迅速存取的能力；
- (c) 算法语言在传递信息中的价值。

让我们较详细地讨论这三种原因的每一个。

电子计算机差不多以不可置信的速度进行运算的事实，自然，是众所周知的，而该是应用电子计算机最明白的原因。对于任何一个没有电子计算机实践经验的人，是不容易转达这种计算速度的——在日常生活中对电子计算机无休止的辩论，这常是一个火上加油的论题。然而，如果我们想像一个正常的人，只有一支铅笔和纸以及掌握普通乘法表，假定他没有时间吃饭，睡觉，或休息，可能要做一整年的计算量，用一架像在任何大文具店都可买得到的简单计算器。同样的工作量就可在两三个月完成。即使是现在可得的最慢的电子计算机，在几分钟就会完成同样的工作量，而目前最强大的电子计算机只几秒钟就会完成这一工作量。没有一架电子计算机，在系统分析中几乎所有必需的计算都会不可能。

为什么我们一定需要这种差不多不可置信的计算速度呢？首先，我们需要它们，只是非常简单地因为我们所要应用的数学技术，没有这种迅速和准确的计算速度能力就变成不可能。计算像矩阵求逆、矩阵乘法、本征值和本征向量，如果企图用手算或应用简单的计算器，都是冗长乏味和化费时间的，往往会造成不到计算快完毕，就不易察觉误差的可能性。甚至十分简单的曲线或回归关系的迅速拟合，当人们意识到即便是这样一些计算，可能要化几个星期时就变得不可想像了。因此，没有电子计算机，很多我们要应用的数学方法实际就会不可行，即使我们也许十分清楚它们理论上的可应用性。

电子计算机运算速度的重要性，无论如何不是使用一套更有力方法的唯一原因。虽然现代电子计算机在计算的实际算术中极少造成误差——同时当这些误差出现电子计算机本身会告诉我们它们已经出现——电子计算机的使用者常常在指定模型参数的数值上，在两个或多个变量之间关系所假定的形状上，以及在受到分析的数据的量或质上，造成误差。通常，我们要快到计算的终结，或当我们检查最后结果时，才意识到这些误差。如果这一计算已化了我们几个星期来进行，我们就不太可能有任何乐趣，看到必须用不同的参数，假设或数据来重复它的前景了。了解这个我们就可能迅速的，无痛苦地化几秒钟重复整个运算，促进在研究的每一阶段进行一次对结果的较仔细的检查和核实。只有那些对科学的研究从未用过电子计算机的人，才相信数据在一端进入电子计算机，电子计算机就立刻作出某些计算，而可接受的结果就从另一端出来了！

由于电子计算机可达到的计算速度而促进的，或应被促进的活动之一，就是借绘制曲线图或其它技术，来考查我们的原始或加工过的数据。只有少量数据，批判性地检查这些数

据，以一变量相对另一变量作图，寻找提示异常或误差存在的例外数值，一般地获得数据的“感性”，对科研工作者来说它是比较容易的。在电子计算机成为一般可得之前，过去用台式计算器分析数据的统计学家——包括作者——都意识到必须把数据按进计算器，常常好几次，以检查异常数值和获得数据的全面印象的价值。在这些机子上，科研工作者迅速地处理大量数据变成了不可能，或至少是徒劳无益，以致数据输入电子计算机或其它形式的储存，授权给对分析的目的或理论了解不多或不了解的助手来做，而因此不可能获得数据的任何关键性观念。所幸，通过电子计算机的应用，可得到的计算速度，使得研究科学工作者在企图任何种类的正式分析之前，能颇详细的检查他的数据。

所有这些见解有助于这种事实，就是十次科研计算有九次，在计算实际来用于最终结果而言，是浪费的，这对于很多不从事科研的人们是无体会的。自然，在它们有助于对问题及其解决更多了解的意义上，它们并不是浪费。这种在科研计算和自动数据处理，如工资单的计算或仓库中货物的控制，二者之间的区别，常常必须对电子计算机的经理们解释，对于他们“生产率”是用“成功地”运转的比例来测量的！

然而，计算速度本身，虽有价值，较之在系统分析中应用电子计算机的第二个原因——它们具有迅速存取大量数据的能力——重要性要小。一架电子计算机的应用就意味着使我们的基本数据机器可读，就是数据必须转化成能为电子计算机阅读的某种介质。这些形式的最简单和最早的，是穿孔卡，包含80列在其上可穿孔各种数字及字母。这些穿孔卡然后可为一电子计算机阅读，而在机内转化成某种便于储存的形式。一种更迭的形式是穿孔的纸带，数字及字母可穿孔其上，而同样，纸带由计算机阅读。穿孔卡及纸带有各种优缺点，虽然两

种介体之间的选择常常是由偏见而非逻辑所作成的。逐渐增多的是，由于电子计算机的人-机对话应用已变成更易可得，数据可能直接录到内部电子计算机储存的一种主要形式上，即到磁带或磁盘上。

无论应用输入的那种形式，数据一旦已由一电子计算机阅读，或翻译成能为电子计算机阅读的一种形式，并仔细核实，然而它们就可用于任何确当的分析了。它们可与其它的研究工作者加以交换，或直接地，或经穿孔卡、穿孔纸带、磁带、可交换的磁盘，这些介体之一传输到另一电子计算机。数据可加以编制，译成几种供选择的形式，制成成品但防止任何更改，或甚至防止未经预先准许以致不能使用或更改。整理及其它文字操作可在数据上进行，而无需任何再度研讨，因此，数据一旦经过核实，就不太可能混入误差。可能出现的最坏情况，是数据可能通过电子计算机的某种失灵而消失，但通常对数据安排至少以两种分别的形式和单元保存，而作为防止这种不测的风险。

数据在一电子计算机内可简易的储存和累积，导致了“数据库”概念的创建——解释作为可供广大范围的人们——储库的用户或雇主所利用的资料库。这个概念需要某种程度的小心来处理！首先，所有的数据以一种预定的形式储存于电子计算机内。因此，必要的是每个希望应用“数据库”中数据的人们，应该清楚这一形式及其约束。例如，对于患有某一疾病的机体数的数据，可能只被采自于机体总数的一个小样本，而有病机体的百分数可能精确性很低。如果这些百分数随后和一精确性水平十分不同的数据相比，比较就可能使人误解。甚至更重要的是途中约束的可能影响，而原先所收集的数据，是当这些约束和数据本身不一致的时候收集的。

我们也必须要小心，不要落到只相信，因为有数据的圈套

中去，我们必须对所有数据加以应用。常常会是这样的情况，就是在电子计算机中对了某一目的只需要可用数据的一个极小的样本，我们必须应用特别是最近五十年来所发展的极广泛的取样理论。在我们的计算中，一个小小的，确当选择的样本该易于处理，该更进一步地减少计算的时间，同时通常会更清楚的阐明论点和研究结果。

对于在可能的地方用数据的样本来处理，还有另一个较好的理由，因为在逻辑上不可能用同一组数据来构成公式和检验假设，通常偏向于详细分析整个数据的一个样本，而从这一分析导出新的假设。这些新假设可用其余的数据客观地加以检验。如果数据组是真正全面性的，这一分析，构成假设公式和假设的再检验过程，随后可加以扩展提供一个对生态学问题的有力和逻辑上正确的解。

在系统分析中应用电子计算机的第三个原因，事实上，是最有说服力的一个。因为电子计算机，只有如果它们为一组精确而完全不含糊的指令指导时，才能加以应用，这些指令提供了，我们曾用于分析数据和构成模型的计算和文字处理的一个准确和逻辑的叙述。这种指令，用电子计算机的术语来说，称做“程序”(Program)——用北美的拼法是十分慎重的，而在欧洲，无论如何，则有助于一个普通字的这一特殊用法以及比较一般的事件的“计划”(Programme)之间的区别。应用一台电子计算机的大多数初用者，需要写一个程序，或程序设计，是一件很讨厌的事情，但人们迅速地意识到有一个计算的明确描述的额外好处。如果程序当它们给初次应用时是正确注解的，通常可能较早地正确发现，当在一计算月中，甚至年中，所做的是什么。

在电子计算机发展的早期，程序必须写成所谓的“计算机语言”，而这些语言对某一类计算机是特有的，而有时是对一

种个别的计算机。程序在计算机代码中是化费时间和难以书写的，而不易从一机传输至另一机，而因此从一人到另一人，除非他们碰巧用同一计算机运算。然而，很快，以较简单的方式书写程序就变成可能，最初以所谓的“自动编码”，而后以几种高水平的语言。这些语言最著名的无疑是 FORTRAN（代表 FORMula TRANslation）和 ALGOL（代表 ALGOrithmic Language），而有极大量的科学计算的全面计算机程序都用这两种语言的一种书写。较近 BASIC (Beginner's All purpose Symbolic Instructional Code) 已被加入到普通应用的语言的行列中，它的主要优点是容易学习，同时这特别适合于终端设备电子计算机的交互应用。

某些电子计算使用者提倡应用特殊目的地语言供建立模型，包括 DYNAMO 及 CSMP，这两种都简化了动态模型的程序设计。至于有些有限类型的模型，可借这些语言编成电子计算机程序，这是肯定正确的，一般应用者对每类模型该了解一种不同的特殊目的的语言，而即使他了解了这些语言，也许仍然会发现自己为语言所提供的便利所约束。

劝告任何一个要按本书描述的系统分析而工作的读者，最好以 FORTRAN、ALGOL 及 BASIC 这几种高水平的语言之一来进行他的计算。这些语言是灵活的，格外有力的，同时提供了利用广泛范围的现存程序、子程序和算法语言的机会。学习了这些语言的任一种（而最好是所有三种！）就打开了一个新的同时实际上是用之不竭的知识及难以描述的技术宝库。其次，学习使用一架电子计算机的经验，本身把过去很多冗长单调工作转变成一个能理解和可能实现的新世界。有些人曾描述这种经验，像是到大马士革的大路上被车灯所照到的最近的东西！

计算机程序本身构成了信息交换的一个重要介体。事实

上，和另一位系统分析者联系，最好通过考查他为他的模型所写的程序方式来进行。如果我们要了解他怎样模拟像光合作用或呼吸作用这样的生物学过程，或是在一机体的生殖作用中他怎样引入遗传变异，我们会在他的计算机程序中发现一个完全而准确的描述。我们然后可用同一程序，或用看来更适合我们的方式加以修改，如果我们把我们的经验结果传递到原始程序，我们的模型通过近似值对真实世界的序贯改进就会加以充实。文字语言对描述这种经验常常是不适合的，但计算机语言可在机上执行，也得以使用我们所需要的数据，同时它很迅速地运算差不多任何形式，我们可能决定是确当的计算。

电子计算机程序在它们的应用上也体现有一颇大程度的灵活性，特别当它们写得好的时候。同一程序可能以不同的数据被应用多次，而甚至对不是原先设计目的的数据。一个大程序的较小的独立部份，电子计算机使用者称之为子程序的——常常能从原始程序中加以抽提，而以没有为作者所设想的方式加以应用，或结合在不同的序列中运算新的计算种类。一种程序语言给予从事研究的科学家的这种灵活性以及控制的程度，对任何一个未经历过它们的人是难以描述的。肯定地，有极少数的人，他们曾经受到学习编制一电子计算机程序的新经验，而会放弃他们已经获得的力量和知识。

写作良好的电子计算机程序所有的最后一个特点，是通过环绕生态学中任何计算或建立模型所不可避免的约束，指导以后的程序使用者的能力。通过引入用于计算中数据的各种检验，可以仔细察看所用仅仅与模型所根据的假设相一致的数据。或许并非所有的电子计算机程序达到这种复杂化的水平，但对于一个有技巧的模型制作者，保证他的模型不遭受很可能毁灭他的声誉的两种歪曲是完全可能的，就是，推断出

模型未经打算过的情况，以及加入完全不适合的那类数据。

本章的主要结论是电子计算机在系统分析和建立模型中有一个基本的作用。事实上，特别在生态学中，不应用电子计算机很少能试图进行重要的工作，而任何要在这一领域内进行研究工作的人们，应需要学习怎样应用一台电子计算机。应用一台电子计算机而不学会如何编制程序，就像一个拥有一辆 Rolls Royce 或一辆 E-type Jaguar 而必须依靠司机一样！因此，学会一或多种 FORTRAN、ALGOL 及 BASIC 的高水平程序语言是必要的。学会这些语言中的第一种约只要学会驾驶一辆汽车的时间，如果语言能用得好，但是从能够进行工作要不然就不可能尝试的观点上，同时从使用获得他人保存在所作电子计算机程序经验的观点上，这种经验都是有价值的。学习第二种电子计算机语言所需时间要少得多——肯定要少于学会第一种的一半时间——而第三种语言还要逐渐减少。

编制程序的实践经验，将大为提高在对生态学问题系统分析的任何应用中可保证的模型的灵活性。很多种类的模型可加以创建、试行，而如有必要加以放弃，无需系统分析者感觉到他对模型曾化了这么多的时间，而他不愿看到它是勉强通过的。事实上，在建立模型和系统分析中长期的困难之一，在于劝说研究工作者放弃已超过他们用途的模型，特别当他们已化了几个月，或甚至几年来创建它们的时候。对于在分析和建立模型中对所需要全部计算力量，应用一台电子计算机而简化了对任务的进行，把着重点放在应加以强调的地方，即有关工作的概念方面。

此外，电子计算机的应用大为方便了研究工作者之间资料的交流，并提供了利用大量先前工作的机会。在将来，看来可能研究的结果将更多地通过我们在系统分析中构造的模型

而传递，而这些模型可更容易地，同时更准确地通过能在电子计算机上执行它们的电子计算机程序加以传达。我们将谈论“模型储库”来代替讲“数据储存”，而我们对很多新问题首先解决的方法，该是看一看在我们的“模型储库”中是否有任何接近这些问题的类似问题，至少是第一级的近似。自然，理想上我们该希望对每一个问题建立一个新模型，但世界上的问题是如此之多和如此多样，而很少有希望从一开始我们就能对多于相对少数的模型进行工作。于是对过去成就的传递就变成最重要了。

科学和工程技术的最迅速的发展之一，就是当前在电子计算机和电子计算机计算中所进行的。电子计算机本身变得愈来愈小，应用更有力，同时更便宜。现在所谓的“小型计算机”(Minicomputer)，这类计算机较之仅在十年前才可得的作为大型电子计算机的机子，在运算上还强大多倍。它们同时只要化它们所取代的机子的一部份代价就可获得。今天，甚至这些小型电子计算机都被具有同等能量和速度的“微型电子计算机”(Microcomputer)所取代。同时，真正的大型电子计算机也被构成，而这些机子会能从事甚至在几年前只能是梦想的任务。当我们需要利用主要的数据集或格外迅速的计算时，供我们每天计算的新的小型电子计算机，与真正大型电子计算机的结合使用，将在系统分析者的手中放上甚至更大的力量，而使他能够探索更复杂的，和更能包涵自然和生态世界的变异和相互作用的模型。

电子计算机的迅速发展，同时也刺激了一个对这些电子计算机的实际应用所必需的在算法语言中同等迅速的发展，同时甚至更深远的发展。由于人类的智慧开始拥有以甚至在几年前都不敢相信的速度计算和进行逻辑运算所显示的可能性，关于我们的世界和我们对该世界的影响的新思想方



法，成为压缩在我们为了在电子计算机上检验这些想法而制备的算法语言之中。程序语言以及这些语言对实际问题的应用的历史，简单地说，它业已含有某些人类尚在构成的最重要的概念上的进展。转而，这些概念上的进展已导致数学本身的一次发展——这种数学不是在中学和大学中所教授的那些经典数学，同时肯定也不是十八世纪和十九世纪主要应用到物理上的数学，即经典的应用数学。这种新的数学，由于电子计算机而成为可能，但为我们现代世界上的实际问题所模拟，或许是首次，能够涉及到我们的世界和我们的宇宙的动态、变异、不肯定性以及灾变。

然而，本章不应该不回到本书所描述的系统分析是人类智慧的结晶这一认识，而就此结束。虽然电子计算机和电子计算机语言使系统分析中的很多步骤成为可能，它们只是智慧所使用的工具。大量的计算不能补偿错误的假设和不正确的逻辑。模型描述的正确性是没有价值的，如果模型本身是基于一错误的前提和错误的逻辑上的，但描述的正确性可能帮助另一科学家认识到前提和逻辑中的错误。然而，或许最大的危险而是模型，铭记在电子计算机以及语言的新魔术之中，过多地被误认为是真实世界，而实际它只是一种近似。当我们的知识增加时，系统分析的模型是，或应该是，短暂的，而为新的模型新的近似所取代。

(郎 所 译，陈灵芝 校)

结 束 语

在生态学中系统分析的这本入门书是有其一定的目的的。它打算把系统分析和数学模型的概念介绍给读者，同时解释在生态学中为什么对这些概念具有需要。书的大部分为描述某些比较重要的数学模型的类型，与应用到生态学研究的简单例子所占。我们以一章建立模型过程的综述和在系统分析中电子计算机的作用作为终结。

敏感的读者们，现在，会问这个问题：但是为什么你没有在生态学中采取一个问题，而对该问题示出所有供选择的模型的发展，这些模型如何被选择和被排斥，以分析结果的执行如果被提出以及被遵循？在本书在构思时考虑过这种方法，但，多次思考之后，最后放弃了。首先，对于一本“入门书”会使书的篇幅太长。其次，问题的挑选差不多肯定会减少读者的兴趣范围，而大部分的论点和讨论会被转移到应用上，而不是本书企图强调的原则。第三，系统分析对实际问题的应用已开始加以出版，而这些应用的某一些能容易地申展到指示一般理论所发展的方式，并扩展到迎合问题的特殊需要。

对于在追随本书中所涉及系统分析某些方面任何有兴趣的读者，可能希求某种进一步的帮助。首先，不言而喻，没有一个生态学家能学习太多的数学，同时也没有一个数学家能学习太多的生态学，如果他希望在系统分析的领域中进行工作。如果你是一个生态学家，开始读一些数学教科书。有成百本的书可以选择，因此把数学教科书就像你处理小说那样——如果这本书看不中，就把它放下，而再找一本合适的。

书。以一本比较初级的有关代数、矩阵代数、解析几何、微积分或统计的教科书开始，而然后打下一个知识的牢固基础。不要使它成为一种困难的工作——在开始阅读时，越过任何太难的部分而以后再回转来读——为了掌握新概念的享受而读。

如果你是一位数学家，阅读几百本有关普通或特殊生态学书的某一些作为开始。同样，不要坚持任何使你厌烦的书——你以后可能会欣赏它，或是你可能决定不值得再重读它。你会给很多生态学家不能应用符号表达而烦燥，而结果很多他们的书较其需要都太长。如果你能看出你的数学知识，可被采用于描述生态学过程及事件的方式，你就作出了进入系统分析的第一步。

最重要的是，如果你还不能编制一张电子计算机程序，马上学习！这种学习并不是完全没有痛苦的——它要求精密的思想，表达的正确性，某种程度的实用主义。一旦你掌握了第一步，你可能会发现要比猜字谜，打桥牌，或下棋有更大的吸引力和更要动脑筋。你所获得的方便该是打开了很多从未发表的，但在电子计算机程序和算法语言中可得到的系统分析“文献”的大门。

(郎 所 译， 陈灵芝 校)

参考文献

1. ANSCOMBE, F. J. (1950). Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distributions. *Biometrika*, **37**, 358-82.
2. ANTON, H. (1977). *Elementary Linear Algebra*, 2nd edn. Wiley, New York and London.
3. BAEUMER, K. and DE WIT, C. T. (1968). Competitive interference of plant species in monocultures and in mixed stands. *Neth. J. agric. Sci.*, **16**, 103-22.
4. BALAAM, L. N. (1972). *Fundamentals of Biometry*. Allen & Unwin, London.
5. BEDDINGTON, J. R. (1975). Economic and ecological analysis of red deer harvesting in Scotland. *J. environ. Management*, **3**, 91-103.
6. BLACKITH, R. E. and BLACKITH, R. M. (1969). Variation of shape and of discrete anatomical characters in the morabine grasshoppers. *Aust. J. Zool.*, **17**, 697-718.
7. BRENNAN, R. D., DE WIT, C. T., WILLIAMS, W. A. and QUATTRIN, E. V. (1970). The utility of a digital simulation language for ecological modelling. *Oecologia*, **4**, 113-32.
8. BROSS, I. D. J. (1971). Comment. *J. Am. statist. Ass.*, **66**, 562.
9. BUZAN, A. (1974). *Use your Head*. BBC, London.
10. CHASTON, I. (1971). *Mathematics for Ecologists*. Butterworths, London.
11. CHRISTIE, J. M. (1972). The characterization of the relationships between basic crop parameters in yield table construction. *Proc. 3rd Conf. Adv. Grp. Forest Statisticians, Jouy-en-Josas, IUFRO*, 37-54.
12. COCHRAN, W. G. and COX, G. M. (1957). *Experimental Designs*. Wiley, New York and London.
13. CONVERSE, A. O. (1970). *Optimization*. Holt, Rinehart & Winston, New York.
14. CORMACK, R. M. (1971). A review of classification. *J. R. statist. Soc. (A)*, **134**, 321-67.
15. DAVIES, O. L. (1960). *Design and Analysis of Industrial Experiments*. Hafner, New York.
16. DAVIES, R. G. (1971). *Computer Programming in Quantitative Biology*. Academic Press, London and New York.
17. DE WIT, C. T. and GOUDRIAAN, J. (1974). *Simulation of Ecological Processes*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
18. EHRENFIELD, D. W. (1970). *Biological Conservation*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
19. ELLIOTT, J. M. (1973). Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Scient. Publs. Freshwat. biol. Ass.*, No. 25.
20. FEDERER, W. T. (1955). *Experimental Design*. MacMillan, New York.
21. FISHER, R. A. (1936). The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Ann. Eugen.*, **7**, 179-88.
22. FISHER, R. A. (1949). *The Design of Experiments*, 5th edn. Oliver & Boyd, London.
23. FORNSTAD, B. F. (1971). The linear programming planning system of the Swedish Forest Service. *Bull. For. Comm., Lond.*, **44**, 124-30.

24. FORRESTER, J. W. (1961). *Industrial Dynamics*. Massachusetts Institute of Technology Press.

25. FOURT, D. F., DONALD, D. G. M., JEFFERS, J. N. R. and BINNS, W. O. (1971). Corsican Pine (*Pinus nigra* var. *maritima* (Ait.) Melville) in southern Britain—a study of growth and site factors. *Forestry*, **44**, 189–207.

26. GAUSE, G. F. (1934). *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.

27. GIBBS, J. N. and HOWELL, R. S. (1972). Dutch elm disease survey, 1971. *Forest Rec.* No. 82.

28. GOODMAN, L. A. (1969). The analysis of population growth when the birth and death rates depend upon several factors. *Biometrics*, **25**, 659–81.

29. GOWER, C. and ROSS, G. J. (1969). Minimum spanning trees and single linkage cluster analysis. *Appl. Statist.*, **18**, 54–64.

30. GREIG-SMITH, P. (1964). *Quantitative Plant Ecology*, 2nd edn. Butterworths, London.

31. HAMILTON, G. J. and CHRISTIE, J. M. (1974). Construction and application of stand yield models. In *Growth Models for Tree and Stand Simulation*, ed. FRIES, J. Research Notes 30, Institutionen for Skogsproduktion, Stockholm.

32. HARRIS, R. J. (1974). *A Primer of Multivariate Statistics*. Academic Press, London.

33. HILBORN, R. (1975). Optimal exploitation of multiple stocks by a common fishery: a new methodology. *IIASA Research Report RR-75-28*.

34. HILL, M. O. (1973). Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.*, **61**, 237–49.

35. HILL, M. O., BUNCE, R. G. H. and SHAW, M. W. (1975). Indicator species analysis, a divisive polythetic method of classification, and its application to a survey of native pinewoods in Scotland. *J. Ecol.*, **63**, 597–613.

36. HOLLING, C. S. (1965). The functional response of predation to prey density and its role in mimicry and population. *Mem. ent. Soc. Can.*, **45**, 1–60.

37. HUMMEL, F. C. and CHRISTIE, J. M. (1953). Revised yield tables for conifers in Great Britain. *Forest Rec.* No. 24.

38. JEFFERS, J. N. R. (1959). *Experimental Design and Analysis in Forest Research*. Almqvist & Wiksell, Stockholm.

39. JEFFERS, J. N. R., HOWARD, D. M. and HOWARD, P. J. A. (1976). An analysis of litter respiration at different temperatures. *Appl. Statist.*, **25**, 139–46.

40. JONES, D. D. (1975). The application of catastrophe theory to ecological systems. *IIASA Research Report RR-75-15*.

41. KENDALL, M. G. (1975). *Multivariate Analysis*. Griffin, London.

42. KENDALL, M. G. and STUART, A. (1976). *The Advanced Theory of Statistics*, Vol. III, 3rd edn. Griffin, London.

43. KLEIJNEN, J. P. C. (1975). *Statistical Techniques in Simulation*. Dekker, New York.

44. KRZANOWSKI, W. J. (1971). The algebraic basis of classical multivariate methods. *Statistician*, **20**, 51–61.

45. LAWS, R. M. (1962). Some effects of whaling on the southern stocks of baleen whales. In *The Exploitation of Natural Animal Populations*, ed. LE CREN, E. D. and HOLDGATE, M. W., 242–59. Blackwells, Oxford.

46. LEFKOVITCH, L. P. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, **21**, 1–18.

47. LEFKOVITCH, L. P. (1966). The effects of adult emigration on populations of *Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera: Anobiidae). *Oikos*, **15**, 200-10.

48. LEFKOVITCH, L. P. (1967). A theoretical evaluation of population growth after removing individuals from some age groups. *Bull. ent. Res.*, **57**, 437-45.

49. LESLIE, P. H. (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, **33**, 183-212.

50. LEWIS, E. G. (1942). On the generation and growth of a population. *Sankhya*, **6**, 93-96.

51. LOWE, V. P. W. (1969). Population dynamics of the Red deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum. *J. Anim. Ecol.*, **38**, 425-57.

52. LOWE, V. P. W. and GARDINER, A. S. (1975). Hybridization between Red deer (*Cervus elaphus*) and Sika deer (*Cervus nippon*) with particular reference to stocks in N.W. England. *J. Zool., Lond.*, **177**, 553-66.

53. LUCKINBILL, L. S. (1973). Co-existence in laboratory populations of *Paramecium aurelia* and its predator *Didinium nasutum*. *Ecology*, **54**, 1320-27.

54. MARRIOTT, F. H. C. (1952). Tests of significance in canonical analysis. *Biometrika*, **39**, 58-64.

55. MAY, R. M. (1976). Simple mathematical models with very complex dynamics. *Nature, Lond.*, **261**, 459-67.

56. MAYNARD SMITH, J. (1974). *Models in Ecology*. Cambridge University Press, London and Cambridge.

57. MELLANBY, K. (1976). Mistaken models. *Nature, Lond.*, **259**, 523.

58. NEYMAN, J. (1939). On a new class of "contagious" distributions, applicable in entomology and bacteriology. *Ann. math. Statist.*, **10**, 35-57.

59. OLSSON, R. (1971). A multiperiod linear programming model for studies of the growth problems of the agricultural firm. *Swed. J. agric. Res.*, **1**, 139-78.

60. PEARCE, S. C. (1965). *Biological Statistics: an Introduction*. McGraw-Hill, New York.

61. PIELOU, E. C. (1969). *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience, New York and London.

62. POLLARD, J. H. (1966). On the use of the direct matrix product in analysing certain stochastic population models. *Biometrika*, **53**, 397-415.

63. POLYA, G. (1931). Sur quelques points de la théorie des probabilités. *Annls Inst. Henri Poincaré*, **1**, 117-61.

64. QUENOUILLE, M. H. (1952). *Associated Measurements*. Butterworths, London.

65. RADFORD, P. J. (1972). The simulation language as an aid to ecological modelling. In *Mathematical Models in Ecology*, ed. JEFFERS, J. N. R., 277-95. Blackwells, Oxford.

66. RORRES, C. and ANTON, H. (1977). *Applications of Linear Algebra*. Wiley, New York and London.

67. RUSSELL, D. G. (1973). *Resource allocation system for agricultural research*. Res. Monograph in Technological Economics 1, University of Stirling, Scotland.

68. SCHATZOFF, M. and TILLMAN, C. C. (1975). Design of experiments in simulator validation. *IBM J. Res. Dev.*, **19**, 252-62.

69. SCHREIDER, G. F. (1968). Optimal forest investment decisions through dynamic programming. *Bull. Sch. For. Yale Univ.* No. 72.

70. SEAL, H. (1964). *Multivariate Statistical Analysis for Biologists*. Methuen, London.

71. SEARLE, S. R. (1966). *Matrix Algebra for the Biological Sciences*. Wiley, New York.

72. SKELLAM, J. G. (1951). Phylogeny as a stochastic process. *Biometrics*, **7**, 121.

73. SMITH, F. E. (1970). Analysis of ecosystems. In *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, ed. REICHLE, D. E., 7-18. Springer, Berlin.

74. SNEATH, P. H. (1957). Computers in taxonomy. *J. gen. Microbiol.*, **17**, 201-26.

75. SPRENT, P. (1969). *Models in Regression and Related Topics*. Methuen, London.

76. STEVEN, H. M. and CARLISLE, A. (1959). *The Native Pinewoods of Scotland*. Oliver and Boyd, Edinburgh.

77. THOMAS, M. (1949). A generalization of Poisson's binomial limit for use in ecology. *Biometrika*, **36**, 18-25.

78. USHER, M. B. (1966). A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *J. appl. Ecol.*, **3**, 355-67.

79. USHER, M. B. (1967/8). A structure for selection forests. *Sylva, Edinb.*, **47**, 6-8.

80. USHER, M. B. (1969a). A matrix model for forest management. *Biometrics*, **25**, 309-15.

81. USHER, M. B. (1969b). A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests—two extensions. *J. appl. Ecol.*, **6**, 347-48.

82. USHER, M. B. (1972). Developments in the Leslie matrix model. In *Mathematical Models in Ecology*, ed. JEFFERS, J. N. R., 29-60. Blackwells, Oxford.

83. USHER, M. B. (1973). *Biological Conservation and Management*. Chapman and Hall, London.

84. USHER, M. B. (1976). Extensions to models, used in renewable resource management, which incorporate an arbitrary structure. *J. environ. Management*, **4**, 123-40.

85. VAJDA, S. (1960). *An Introduction to Linear Programming and the Theory of Games*. Methuen, London.

86. VAN BUIJTENEN, J. P. and SAITTA, W. W. (1972). Linear programming applied to the economic analysis of forest tree improvement. *J. For.*, **70**, 164-67.

87. VAN DYNE, G. M., FRAYER, W. E. and BLEDSOE, L. J. (1970). Some optimization techniques and problems in the natural resource sciences. In *Studies in Optimization* I, 95-124. Symposium on Optimization, Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, Pennsylvania.

88. VOLTERRA, V. (1926). Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Atti Accad. naz. Lincei Memorie (ser. 6)*, **2**, 31-113.

89. WALOFF, N. (1966). Scotch broom (*Sarrothamnus scoparius* (L.) Wimmer) and its insect fauna introduced into the Pacific northwest of America. *J. appl. Ecol.*, **3**, 293-311.

90. WARDLE, P. (1965). Forest management and operational research. A linear programming study. *Management Sci. (USA)*, **11**, B260-70.

91. WATT, K. E. F. (1963). Dynamic programming, 'Look ahead programming', and the strategy of insect pest control. *Can Ent.*, **95**, 525-36.

92. WATT, K. E. F. (1968). *Ecology and Resource Management*. McGraw-Hill, New York.

93. WEATHERBURN, C. E. (1952). *A First Course in Mathematical Statistics*. Cambridge University Press, London and Cambridge.

94. WILLIAMS, C. B. (1964). *Patterns in the Balance of Nature*. Academic Press, London and New York.

95. WILLIAMS, J. D. (1966). *The Compleat Strategyst*. McGraw-Hill, London and New York.

96. WILLIAMSON, M. H. (1959). Some extensions in the use of matrices in population theory. *Bull. math. Biophys.*, **21**, 13-17.

97. WILLIAMSON, M. H. (1967). Introducing students to the concepts of population dynamics. In *The Teaching of Ecology*, ed. LAMBERT, J. M., **169-75**. Blackwells, Oxford.

归到期
2002.5.28.
来源价
1.05元

中科院植物所图书馆



S0003398

27411

58.18051

333

系统分析及其在生态学上的应用

1983年

借者单位	借者姓名	借出日期	还书日期
苏完新	04.11.30	归	

58.18051

333

注 意

- 1 借书到期请即送还。
- 2 请勿在书上批改圈点，
折角。
- 3 借去图书如有污损遗失
等情形须照章赔偿。

27411

京卡 0701

统一书号：13031
定 价： 1.

本社书号：3237 13-5

科技新书目：54-38

